ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 75

10

ОКТЯБРЬ

„НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1990

УДК 581.331.2 : 582.754.4
© 1990

В. В. Григорьева

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *LINACEAE*

V. V. GRIGORIEVA. THE POLLEN GRAIN MORPHOLOGY IN MEMBERS OF THE *LINACEAE* FAMILY

При помощи светового, сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов исследована морфология пыльцы представителей семейства льновых. Выделено 3 палинотипа и 17 палиногрупп. Выявлены палиноморфологические признаки, позволяющие идентифицировать по пыльце отдельные роды семейства, показаны возможные филогенетические связи между ними. Согласно полученным данным, семейство можно рассматривать в объеме 7 родов в пределах порядка *Geraniales*.

Сем. *Linaceae* является важной в практическом и сложной в систематическом отношениях группой современных цветковых растений. До сих пор остаются дискуссионными вопросы об объеме семейства и его положении в общей системе покрытосеменных. Недостаточно ясны филогенетические связи между родами внутри семейства.

Единственная монографическая обработка льновых принадлежит J. Planchon (1847, 1848). Современная система льновых, разработанная с учетом новейших методов исследования, отсутствует. Сведения о сем. *Linaceae*, имеющиеся в системах современных покрытосеменных (Baillon, 1874; Hallier, 1912; Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1981, и др.), скудны и противоречивы.

С точки зрения палиноморфологии, семейство исследовано недостаточно подробно. Наиболее полно изучен род *Linum* (Saad, 1961; Xavier, Rogers, 1963; Манукян, 1964; Rogers, Xavier, 1971; Xavier, Rogers, 1972; Григорьева, 1988, 1989). Большинство имеющихся данных получено с помощью светового микроскопа. Применение сканирующего электронного микроскопа, значительно расширяя возможности палинологического метода, дает возможность высказать некоторые соображения относительно филогенетических связей между отдельными родами семейства, его объема и положения в системе современных цветковых растений.

Материал и методики исследования

В качестве материала использовали зрелые пыльцевые зерна (ПЗ) 102 видов из 5 родов (*Linum, Hesperolinon, Radiola, Reinwardtia, Anisadenia*) сем. *Linaceae*. Пыльцу брали с гербарных образцов, хранящихся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Нью-Йоркского Ботанического сада (NY) и Британского музея (BM).

Для уточнения объема льновых были исследованы ПЗ еще 12 видов из 9 родов, которые ранее рассматривались в пределах этого семейства: *Hebepetalum* (1), *Hugonia* (1), *Ochthocosmus* (1), *Phyllocosmus* (1), *Humiria* (1), *Humiriastrum* (1), *Saccoglottis* (1), *Schistostemon* (1), *Vantanea* (4).

ПЗ исследовали с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов. Методики подробно изложены в предыдущих публикациях (Григорьева, 1988, 1989).

Оболочка пыльцевых зерен *Anisadenia pubescens, Linum berlandieri, L. perenne* была изучена на ультратонких срезах с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Tesla BS-500. Пыльники, содержащие ПЗ, предназначенные для исследования с помощью просвечивающего микроскопа, фиксировали в 3 %-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере pH 6.8—7.2 при комнатной температуре, затем в 1 %-ном растворе OsO_4 на том же буфере. Материал обезвоживали в серии спиртов нарастающей концентрации и абсолютном ацетоне, затем заливали в эпон. Ультратонкие срезы изготавливали стеклянными ножами на ультратоме Reichert. Срезы на сеточках контрастировали уранилацетатом (20 мин) и цитратом свинца (5 мин).

Автор выражает свою глубокую признательность сотруднику группы палинологии БИН АН СССР Т. Д. Суровой за помощь, оказанную при изготовлении и изучении ультратонких срезов оболочки ПЗ.

Результаты исследования и их обсуждение

Семейство *Linaceae*

ПЗ большинства исследованных представителей семейства имеют эллипсоидальную или сплющенно-эллипсоидальную форму и лишь для немногих видов характерны сфероидальные зерна. ПЗ крупные, с наибольшей осью 50—60 мкм и более. Самые мелкие зерна у *Radiola linoides* (максимальная ось около 20 мкм), самые крупные у видов рода *Reinwardtia* и некоторых представителей рода *Linum* (до 110 мкм диам.). Семейство характеризуется ПЗ с простыми апертурами: бороздами, бороздками и порами. Наиболее распространенным типом являются борозды. Бороздки как основной тип апертур обнаружены лишь у 3 исследованных видов (*Linum hologynum, L. marginale, L. monogynum*).

Узор поверхности ПЗ образован столбиковидными выростами экзины разнообразных размеров и формы.

Изучение ультратонких срезов оболочки ПЗ *Anisadenia pubescens, Linum berlandieri, L. perenne*, а также анализ имеющихся в литературе данных (Afzelius, 1956; Larson, 1964; Dickinson, Lewis, 1974) показали, что для ПЗ растений из сем. *Linaceae* характерна редко встречающаяся среди покрытосеменных организация экзины. Последняя, толстая, представлена столбиками и подстилающим слоем. Покров отсутствует. Однако у ПЗ *Hesperolinon* головки столбиков расположены очень близко друг к другу и часто сливаются. Именно столбики экзины образуют характерный для ПЗ льновых узор поверхности. Столбики и подстилающий слой имеют гранулярную структуру, тогда как у большинства покрытосеменных элементы эктэкзины гомогенные. Однако негомогенная (гранулярная, везикулярная, ламеллятная) структура часто наблюдается у незрелых ПЗ (Dickinson, 1970, цит. по: Southworth, 1985). Плотность упаковки гранул неодинакова. Так, у *Anisadenia pubescens* они крупные, плотно прилегают друг к другу, из-за этого эктэкзина выглядит почти гомогенной (табл. I, *1*). У *Linum berlandieri* (табл. I, *3*) гранулы мелкие, часто сливаются, расположены более рыхло по сравнению с ПЗ *A. pubescens*, расстояния между ними меньше их диаметра. У *L. perenne* гранулы тоже мелкие, но расстояние между ними, как правило, больше их диаметра (табл. I, *2*).

Эндэкзину на срезах зрелых ПЗ рассмотреть не удается.

По особенностям морфологии пыльцевых зерен исследованные виды можно отнести к 3 палинотипам, 17 палиногруппам и нескольким подгруппам. Основными критериями при установлении палинотипов являются форма и число апертур. При выделении палиногрупп определяющими морфологическими признаками можно считать форму, размер ПЗ, характер орнаментации экзины и особенности проявления диморфизма ПЗ у гетеростильных видов (Григорьева, 1989).

Палинотип I — 3-бороздные пыльцевые зерна

Палиногруппа 1. Radiola: *Radiola linoides* L. (табл. I, *4*, *5*).

ПЗ эллипсоидальные, в очертании с экватора эллиптические, с полюса 3-лопастные. Мелкие, полярная ось (ПО) 19.8—26.0 мкм, экваториальный диаметр (ЭД) 17.2—26.0 мкм. Узор образован выростами одного типа, расположенными ровными рядами. Все выросты более или менее зубовидные с 3—4 мелкими шипиками по краю, в очертании лопастные. Высота выростов 1.3—1.5 мкм, диаметр 1.9—2.4 мкм.

Палиногруппа 2. Hesperolina: *Hesperolinon adenophyllum* (Gray) Small, *H. bicarpellatum* Sharsmith, *H. breweri* (Gray) Small, *H. californicum* (Benth.) Small, *H. clevelandii* (Green) Small, *H. congestum* (Gray) Small, *H. disjunctum* Scharsmith, *H. drymarioides* (Curran) Small, *H. micranthum* (Gray) Small, *H. spergulinum* (Gray) Small (табл. I, *6*, *7*, *8*).

ПЗ эллипсоидальные, в очертании с экватора округло-4-угольные, с полюса слабо 3-лопастные или округло-3-угольные. Обычно средних размеров, ПО 31.9—66.1 мкм, ЭД 39.2—61.4 мкм, у *H. drymarioides* более крупные, ПО 87.6—91.9 мкм, ЭД 80.5—82.3 мкм. Узор образован гвоздевидными выростами, дифференцированными на цилиндрическую ножку и таблетковидную шляпку, с 1—2 мелкими шипиками по краю. Шляпки плотно прилегают друг к другу, из-за чего поверхность часто выглядит почти гладкой с небольшими перфорациями. Высота выростов 1.1—1.5 мкм, диаметр 1.0—1.4 мкм, в очертании округло-угловатые.

Палиногруппы perennia, grandiflora, maritima, cathartica, flava подробно описаны в предыдущих публикациях (Григорьева, 1988, 1989). Здесь мы ограничимся лишь перечислением видов, образующих эти группы.

Палиногруппа 3. Perennia: льны флоры СССР из секций *Protolinum*, *Adenolinum*, *Dasylinum*, а также *Linum bungei* Boiss., *L. decumbens* Desf., *L. elegans* Sprun, *L. leonii* Schult., *L. lewisii* Purch, *L. narbonense* L., *L. pubescens* Soland, *L. punctatum* Presl.

Палиногруппа 4. Grandiflora: *Linum grandiflorum* Desf.

Палиногруппа 5. Maritima: *Linum angustifolium* Huds., *L. asperifolium* Boiss., *L. bicolor* Schousb., *L. copymbiferum* Desf., *L. corymbulosum* Reichb., *L. maritimum* L., *L. strictum* L., *L. suffruticosum* L., *L. tenue* Desf., *L. tenuifolium* L.

Палиногруппа 6. Cathartica: *Linum catharticum* L., *L. gallicum* L.

Палиногруппа 7. Flava: льны флоры СССР из секции *Limoniopsis*, а также *Linum arboreum* L., *L. balansae* Boiss., *L. campanulatum* Kit., *L. dolomiticum* Borb., *L. thracicum* Degen., *L. viscosum* L.

Палиногруппа 8. Neo-mexicana: *Linum emirnens* Bojer, *L. kingii* Wats., *L. neo-mexicanum* Greene, *L. pringlei* Wats., *L. quadrifolium* L. (табл. I, *9*).

ПЗ эллипсоидальные, слегка сплющенные или почти сфероидальные, в очертании с экватора эллиптические или почти округлые, с полюса 3-лопастные. Средних размеров, ПО 41.4—61.6 мкм, ЭД 40.9—62.9 мкм. Узор образован зубовидными выростами одинакового диаметра, расположенными ровными рядами. Вершина выростов плоская или слегка вогнутая с 3—4, редко 5, мелкими шипиками по краю, в очертании округлые. Высота выростов около 1.5 мкм, диаметр 1.0—1.7 мкм.

Палиногруппа 9. Virginiana: *Linum africanum* L., *L. digynum* Gray, *L. salsoloides* Lam., *L. setaceum* Brot., *L. thunbergii* Eckl., *L. virnianum* L. (табл. I, *10, 11*).

ПЗ эллипсоидальные, слегка сплющенные или почти сфероидальные, в очертании с экватора эллиптические, с полюса 3-лопастные. Средних размеров, ПО 36.2—69.5 мкм, ЭД 38.5—75.2 мкм. Узор образован выростами в виде невысоких цилиндрических столбиков с 2—3 сосочковидными отростками по краю вогнутой вершины. Высота выростов около 1.4 мкм, диаметр 1.3—1.8 мкм, в очертании округлые.

Палиногруппа 10. Schiedeana: *Linum littorale* Hil., *L. mexicanum* H. B. K., *L. rupestre* Engelm., *L. schiedeanum* Sham. (табл. I, *12, 13*).

ПЗ эллипсоидальные, слегка сплющенные или почти сфероидальные, в очертании с экватора эллиптические или почти округлые, с полюса 3-лопастные. Достаточно крупные, ПО 67.3—84.6 мкм, ЭД 66.8—74.8 мкм. Узор образован чередованием крупных и мелких выростов, различающихся по диаметру и форме. Крупные — почковидные (1.7—2.4 мкм), мелкие — сосочковидные (1.2—1.7 мкм диам.). Высота выростов 1.7—2.0 мкм, в очертании округлые.

Палиногруппа 11. Macraea: *Linum macraei* Benth., *L. chamissonis* Shiede (табл. I, *14, 15*).

ПЗ эллипсоидальные, в очертании с экватора эллиптические, с полюса 3-лопастные. Крупные, ПО 85.4—96.8 мкм, ЭД 76.6—83.6 мкм. Узор образован чередованием выростов 3 типов, различающихся по диаметру и форме. Крупные (4.4—4.9 мкм диам.) и средние (1.9—3.4 мкм) — почковидные с округлой слабоморщинистой поверхностью, мелкие (1.2—1.9 мкм диам.) — сосочковидные. Высота выростов 3.4—3.9 мкм, в очертании округлые.

Палиногруппа 12. Iranica: *Linum iranicum* L. (табл. II, *1*).

ПЗ эллипсоидальные, в очертании с экватора эллиптические, с полюса 3-лопастные. Средних размеров. Узор образован выростами, незначительно различающимися по диаметру. Выросты в форме низких столбиков, у мелких диаметр практически не изменяется от основания к вершине, у крупных — значительно увеличивается. Вершина слегка выпуклая с 2—4 мелкими шипиками по краю у более мелких и 5—6 у крупных выростов. От шипиков радиально отходят мелкие ребрышки, которые сходятся в центре.

Палинотип II — многобороздковые пыльцевые зерна

Палиногруппа 13. Hologyna: *Linum hologynum* Reichb., *L. marginale* Cunn. et Planch., *L. monogynum* Forst. (табл. II, *2, 3*).

ПЗ 12-бороздковые, сфероидальные, в очертании округлые. Средних размеров, диаметр 50.4—73.4 мкм. Узор образован чередованием крупных и мелких выростов, незначительно различающихся по диаметру. Выросты столбиковидные, диаметр их увеличивается от основания к вершине, последняя более или менее коническая с шипом в центре и маленькими, радиально расположенными ребрышками, не доходящими до центрального шипа.

Палинотип III — многопоровые пыльцевые зерна

Палиногруппа 14. Stelleroidea: *Linum stelleroides* Planch. (Григорьева, 1988).

Палиногруппа 15. Heterocepala: *Linum aristatum* Engelm., *L. berlandieri* Hook., *L. heterosepalum* Regel., *L. leptopodum* A. Nelson, *L. multicaule* Hook., *L. olgae* Juz., *L. rigidum* Pursh. (Григорьева, 1988, 1989) (табл. II, *4, 5, 6*).

В эту же группу можно поместить *Reinwardtia trigyna* Planch. ПЗ этого вида отличаются от таковых у представителей рода *Linum* формой выростов, образующих орнаментацию экзины. Мелкие выросты в форме сосочков, крупные в виде более или менее цилиндрических столбиков с закругленной, слегка выпуклой вершиной (табл. II, *6*).

Палиногруппа 16. Floridana: *Linum floridanum* Treleas.

ПЗ сфероидальные, в очертании округлые или слегка извилистые, средних размеров. По характеру узора сходны с ПЗ видов из палиногруппы virginiana.

Палиногруппа 17. Anisadenia: *Anisadenia pubescens* Griff., *A. saxatilis* Wall. (табл. II, *7, 8*).

ПЗ сфероидальные, в очертании округлые или слегка извилистые. Средних размеров, диаметр 39.4—52.7 мкм. Узор образован столбиковидными выростами, слегка расширяющимися к вершине и незначительно различающимися по диаметру. Вершина выпуклая с мелкими, неравномерно расположенными палочковидными отростками, число последних варьирует. Высота выростов 0.5—1.4 мкм, диаметр 1.5—1.9 мкм.

Семейство *Hugoniaceae*

Hugonia frruginca Engl.

ПЗ 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, в очертании с экватора эллиптические, с полюса 3-лопастные. ПО 29.2—35.7 мкм, ЭД 18.7—19.8 мкм. Борозды длинные, узкие. Узор поверхности образован бородавчатыми выростами, эллиптическими или округлыми в очертании. Выросты плотно прилегают друг к другу, образуя скопления, чередующиеся с более разреженными участками.

Hebepetalum humirifolium Benth.

ПЗ 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, в очертании с экватора эллиптические, с полюса 3-лопастные. ПО 28.9—37.4 мкм, ЭД 18.8—20.1 мкм. Борозды длинные, узкие. Узор поверхности образован бородавчатыми выростами, более или менее одинакового диаметра, равномерно расположенными по поверхности, выросты плотно прилегают друг к другу, в плане округлые.

Семейство *Humiriaceae*

Humiria floribunda Mart., *Humiriastrum cuspidatum* (Benth.) Cuatr., *Saccoglottis amasonica* Mart., *Schistostemon oblongifolium* (Benth.) Cuatr., *Vantanea contracta* Mart., *V. cupularis* Huber, *V. obovata* Mart., *V. paniculata* Urb. (табл. II, *11, 12*).

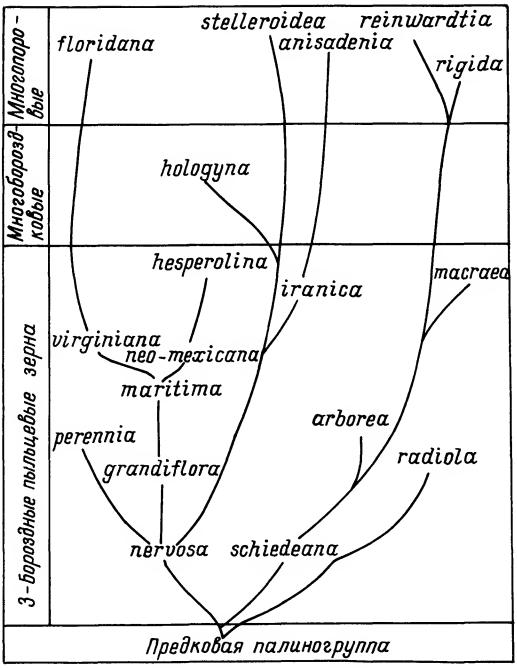
ПЗ 3-бороздно-оровые, широкоэллипсоидальные, в очертании с экватора эллиптические, с полюса 3-лопастные. ПО 26.7—29.2 мкм, ЭД 26.7—29.2 мкм. Борозды длинные, узкие, оры округлые, закрыты крышечками. Поверхность сетчатая, ячеи сетки мелкие, округлые или овальные (0.3—1.0 мкм), стенки толстые.

Семейство *Ixonanthaceae*

Ochtocosmus roraimne Benth., *Phyllocosmus africanus* Hook. (табл. II, *13, 14*).

ПЗ 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, в очертании с экватора эллиптические, с полюса 3-лопастные. ПО 26.7—30.5 мкм, ЭД 18.5—19.4 мкм. Борозды длинные, узкие, оры округлые, закрыты крышечками. Узор поверхности сложносетчатый. Сетка внутреннего ряда образована мелкими ячейками с достаточно тонкими стенками, сетка наружного ряда характеризуется не до конца сомкнутыми стенками ячей.

Проведенное исследование показало, что сем. *Linaceae*, трактуемое в соответствии с системами A. Cronquist (1981) и А. Л. Тахтаджяна (1987), палиноморфо-



Возможные филогенетические связи палиногрупп в сем. *Linaceae*.

логически достаточно однородно. Важными диагностическими признаками семейства являются своеобразный узор поверхности ПЗ, образованный столбиковидными выростами экзины, отсутствие покрова, гранулярная структура столбиков и подстилающего слоя.

Признаками родового ранга можно считать размеры, форму, очертания пыльцевых зерен, а также цвет ПЗ после ацетолизной обработки. Роды *Radiola*, *Hesperolinon*, *Anisadenia* удается достаточно легко идентифицировать уже при помощи светового микроскопа. Выявление отличительных палиноморфологических признаков рода *Reinwardtia* стало возможным лишь благодаря использованию сканирующего электронного микроскопа. Морфологическое сходство пыльцевых зерен *Linum digynum* и видов из палиногруппы virginiana не подтверждает самостоятельность монотипного рода *Sclerolinon*, представленного *S. digynum*=*L. digynum* (Rogers, 1966).

По палинологическим данным, все изученные роды сем. *Linaceae* через определенные палиногруппы связаны с родом *Linum*: *Hesperolinon* через палиногруппу neo-mexicana, *Anisadenia* — через iranica, *Reinwardtia* — через heterocepala. Возможные филогенетические отношения в пределах семейства представлены на схеме (см. рисунок).

В пределах сем. *Linaceae* можно выделить 3 основные линии эволюции: 1) предковая палиногруппа — anisadenia, 2) предковая палиногруппа — reinwardtia, 3) предковая палиногруппа — radiola.

Основываясь на данных палеопалинологии и учитывая общие тенденции эволюции ПЗ покрытосеменных (Куприянова, 1969; Walker, Doyle, 1975; Архангельский, 1982, и др.), мы считаем, что исходным палиноморфологическим типом в семействе являются 3-бороздные ПЗ, характеризующиеся непостоянной в пределах вида формой, средними размерами (максимальная ось 40—50 мкм), узором, образованным выростами экзины более или менее одинакового диаметра, цилиндрической формы с округлой выпуклой вершиной без дополнительных рельефных образований. От этого типа могли произойти многобороздковые и многопоровые зерна. Последние, по всей видимости, возникали неоднократно и являются вершинами 3 различных линий эволюции в семействе.

Полученные результаты подтверждают самостоятельность семейств *Hugoniaceae*, *Humiriaceae*, *Ixonanthaceae*, ПЗ которых по целому комплексу признаков (размеры, тип апертур, орнаментация экзины) отличаются от зерен представителей сем. *Linaceae*.

Палинологические данные свидетельствуют о необходимости сокращения объема льновых до 6 родов (Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1981). Кроме того, изучение морфологии пыльцы *Linum selaginoides* (Rogers, 1985) не опровергает возможность выделения этого вида в самостоятельный род *Cliococca* (Rogers, Mildner, 1971).

В качестве основы для своих размышлений о месте сем. *Linaceae* в общей системе покрытосеменных из многочисленных высказываний по этому поводу (Baillon, 1874; Hallier, 1912; Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1981, и др.) мы выбрали систему Тахтаджяна (1966), согласно которой семейство следует рассматривать в пределах порядка *Geraniales*, куда вошли почти все семейства, с которыми когда-либо сближали льновые. Новый порядок *Linales* (Cronquist, 1981; Тахтаджян, 1987) представляет собой часть прежнего *Geraniales*.

Палиноморфологически порядок *Geraniales* (Тахтаджян, 1966) неоднороден, в его пределах можно выделить 4 основных палинологических типа: бороздный (в основном 3-бороздный), многобороздковый, бороздно-оровый, многопоровый. ПЗ представителей порядка характеризуются различными типами орнаментации поверхности экзины. У большинства видов зерна с сетчатой поверхностью. Однако в родах *Geranium* и *Erodium* (Nowicke et al., 1985) встречаются виды, ПЗ которых сходны с таковыми у растений из сем. *Linaceae*. У них узор образован свободными столбиковидными выростами экзины, которые либо равномерно рассеяны по всей поверхности, либо упорядочены таким образом, что поверхность при небольших увеличениях сканирующего электронного микроскопа выглядит сетчатой (табл. II, *15*). Последний тип орнаментации, вероятно, можно считать промежуточным между свободностолбиковым и сетчатым. Возможно, наличие этого промежуточного типа свидетельствует о связи сетчатого и свободностолбикового узоров экзины. Встает вопрос: какой из них является исходным? В пользу архаичности сетчатой орнаментации свидетельствуют широкое распространение ПЗ с такой скульптурой в различных порядках современных цветковых растений, находки таких ПЗ уже в меловых отложениях (Walker, Walker, 1985), а также большое разнообразие сеток. Орнаментация типа *Linaceae* встречается в достаточно специализированных группах. Все это позволяет рассматривать свободностолбиковый тип узора производным от сетчатого.

Данные по морфологии пыльцевых зерен, морфологии и анатомии цветка (Narayana, Rao, 1978), эмбриологии (Narayana, 1970) указывают на связь сем. *Linaceae* с другими представителями порядка *Geraniales* через сем. *Geraniaceae*. Вероятно, льновые представляют собой боковую ветвь эволюции в этом порядке.

Сближение семейств *Linaceae* и *Irvingiaceae* (Hutchinson, 1959) палиноморфологически не подтверждается.

На основе полученных данных можно сделать следующие основные выводы.

1. С палиноморфологической точки зрения сем. *Linaceae* достаточно однородно, что подтверждает естественность этой группы двудольных растений.
2. Семейство, вероятно, следует рассматривать в объеме 7 родов: *Linum, Hesperolinon, Reinwardtia, Tirpitzia, Radiola, Anisadenia, Cliococca.*
3. Льновые, вероятно, являются боковой специализированной ветвью в порядке *Geraniales* и связаны с другими представителями этого порядка через сем. *Geraniaceae.*

ИССЛЕДОВАННЫЕ ОБРАЗЦЫ, ПРЕДСТАВЛЕННЫЕ НА ТАБЛИЦАХ

Anisadenia pubescens Griff.,Nepal, 1877, King, LE; *Hesperolinon adenophyllum* (Gray) Small, 5851, California, 1902, Heller, LE; *Linum africanum* L.,Africa.,1779, Forster, LE; *L. berlandieri* Hook., 124, Mexica, Urbe, LE; *L. digynum* Gray, Waschington, 1884, Suksdorf, LE; *L. hologynum* Reichb., 1870, Janka, LE; *L. iranicum* L.,Karagaghan, 1899, Bornmüller, LE; *L. littorale* Hil., Brasilia, 1914, Jonsson, LE; *L. macraei* Benth., Chili, коллектор неизвестен, LE; *L. perenne* L., Башкирская АССР, 1928, Кучеровская, LE; *L. quadrifolium* L., Africa, Drege, LE; *Radiola linoides* Roth., Б. Харьковская губ., Старобельский у., 1905, Шираевский, LE; *Hebepetalum humirifolium* Benth., 17 186, Peru, 1968, Ferreyra, NY; *Vantanea paniculata* Urb., 11 829, Brasilia, 1880, Glazion, LE; *Phyllocosmus africanus* Hook., 262, Liberia, 1951, Traub, BM; *Geranium pratense* L., Ленинградская обл., пос. Красницы, 1969, Алешина, LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архангельский Д. Б. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых растений // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 7. С. 890—897. — *Григорьева В. В.* Морфология пыльцевых зерен рода *Linum* (*Linaceae*) флоры СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1409—1417. — *Григорьева В. В.* О диморфизме пыльцы некоторых видов рода *Linum*, *Linaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 65—72. — *Куприянова Л. А.* Об эволюционных уровнях в морфологии пыльцы и спор // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 10. С. 1501—1512. — *Манукян Л. К.* Палиноморфология кавказских представителей рода *Linum* // Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР. 1964. Т. 14. С. 65—77. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука. 1987. 439 с. — *Afzelius B. M.* Electron microscope investigations into exine stratification // Grana Palinol. 1956. Vol. 1, N 2. P. 22—37. — *Baillon H. E. Linaceae* // Histoir des plantes. Paris. 1874. Vol. 5. P. 42—66. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981. 863 c. — *Dickinson H. G.*,*Lewis D.* Changes the pollen grain wall of *Linum grandiflorum* following compatible and incompatible, intraspecific pollinations // Ann. Bot. 1974. Vol. 38. P. 23—29. — *Hallier H. L.* Origine et systéme phylétique des Angiosperms exposés à l'aide de leur arbre génèalogique // Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat. Ser. 1912. Vol. 1. P. 146—234. — *Larson D. A.* Further electron microscopic studies of exine structure and stratification // Grana Palinol. 1964. Vol. 5, N 3. P. 265—276. — *Narayana L. L. Linaceae* // Bull. Indian National. Sci. Academy. 1970. N 41. P. 127—132. — *Narayana L. L.*, *Rao D.* Contributions to the floral anatomy of *Linaceae*. 14 // J. Jap. Bot. 1978. Vol. 53, N 10. P. 300—312. — *Nowicke J. W.*, *Bittner J. J.*, *Skvarla J. J. Paeonia*, exine substructure and plasma asching // Pollen and spores. Form and function. London. 1985. P. 81—95. — *Planchon J.* Sur la famille de Linees // Hook. Lond. Journ. Bot. 1847. Vol. 6. P. 588—603; 1848. Vol. 7. P. 165—186, 473—501. — *Rogers C. M.* Sclerolinon a new genus in the *Linaceae* // Madrono. 1966. Vol. 18, N 6. P. 181—184. — *Rogers C. M.* Pollen morphology of the monotypic genus *Cliococca* (*Linaceae*) // Grana. 1985. Vol. 24, N 3. P. 121—123. — *Rogers C. M.*, *Mildner R.* The reevaluation of the genus *Cliococca* (*Linaceae*) of South America // Rhodora. 1971. Vol. 73, N 796. P. 560—565. — *Rogers C. M.*, *Xavier K. S.* Pollen morphology as aid in determining relationships among some widely separated old species of *Linum* // Grana. 1971. Vol. 11, N 1. P. 55—57. — *Saad S.* Pollen morphology sporoderm stratification in *Linum* // Grana Palynol. 1961. Vol. 3, N 1. P. 109—129. — *Saad S.* Palinological studies in the *Linaceae* // Pollen et spores. 1962. Vol. 4, N 1. P. 5—81. — *Southworth D.* Substructural organization of pollen exines // Pollen and Spores. Form and function. London. 1985. P. 61—69. — *Walker J. W.*, *Doyle J. A.* The basis of Angiosperm phylogeny: palynology // Ann. Mis. Bot. Gard. 1975. Vol. 62, N 7. P. 664—723. — *Walker J. W.*, *Walker A. G.* Ultrastructure of Early Cretaceous angiosperm pollen and its evolutionary implication // Pollen and Spores. Form and function. London. 1985. P. 203—217. — *Winkler H. Linaceae* // Engler L. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Ed. 2. Bd. 131. Abt. 19-a. S. 82—130. — *Xavier K. S.*, *Rogers C. M.* Pollen morphology as a taxonomic tool in *Linum* // Rhodora. 1963. Vol. 65, N 762. P. 127—145.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 IV 1989.

SUMMARY

The pollen grain morphology in some representatives of the *Linaceae* family has been investigated with the help of light, scanning and transmission electron microscopes. The species studied are united into three palynotypes and 17 palynogroups. The palynomorphological features helpfull in identification of separate genera of the family are revealed. Some possible phylogenetic relations between the genera are demonstrated. According to the obtained data the family can be regarded as comprising 6—7 genera within the limits of the *Geraniales* order.

УДК 581.332
© 1990

Н. И. Габараева

ГИПОТЕТИЧЕСКИЕ ПУТИ ДЕТЕРМИНАЦИИ СТРУКТУРЫ ЭКЗИНЫ

N. I. GABARAYEVA. THE HYPOTHETIC TRENDS IN EXINE STRUCTURE DETERMINATION

Акцентируя внимание на различиях в одновременно возникающих в тапетуме и в микроспорах гомологичных протоспорополлениновых образованиях (проорбикулах и примэкзине соответственно), делается попытка приблизиться к проблеме способа детерминации структуры экзины. Опираясь на собственные наблюдения и на анализ данных других авторов, предлагается (в общих чертах) два гипотетических пути детерминации структуры экзины. Первый и особенно второй из них предполагают значительную степень автономности идущих процессов (самоорганизующиеся процессы) как следствия физико-химических свойств молекулярных растворов в тонком слое.

Приступая к изучению развития спородермы архаичных покрытосеменных, начатому нами с представителей сем. *Magnoliaceae* (Габараева, 1986а, б; 1987а—в; 1988а, б) и продолженному на видах сем. *Annonaceae* (Габараева, 1988а), мы первоначально придерживались чисто палинологических задач, но постепенно — невольно, но закономерно — включили в круг наших интересов вопросы функциональной морфологии, общей цитологии растений и вопросы детерминации структурообразующих процессов.

В настоящей статье приведен анализ результатов наших исследований и работ зарубежных и отечественных авторов, касающихся субструктуры экзины различных растений, и проведены поиски гипотетических путей детерминации структуры экзины.

Одной из самых загадочных и важных проблем в палинологии является проблема детерминации структуры экзины. Каждый исследователь, сколько-нибудь подробно занимавшийся вопросами развития оболочки пыльцевого зерна, рано или поздно сталкивается с этой проблемой. Разнообразие структуры экзины у разных таксонов заставляет задуматься о тех механизмах в ходе морфогенеза оболочки, которые, с одной стороны, это разнообразие обеспечивают, а с другой стороны, гарантируют таксонную стабильность рисунка экзины. Вопрос этот относится к разряду фундаментальных в палинологии. В самом деле, при параллельном исследовании клеток двух типов — гаплоидных микроспор и диплоидных клеток тапетума — обращают на себя внимание два явления: 1) синхронность протекания многих процессов в этих клетках, в частности процессов синтеза и секреции предшественников спорополленина (СП); 2) совершенно различный результат, к которому эти синхронные процессы приводят: появление орбикул и перитапетальной мембраны у клеток тапетума и сложноструктурированной экзины у микроспор. Если первое явление — синхронность — становится сразу понятным, как только мы вспомним об исходном филетическом родстве тапетальной и спорогенной тканей, то второе поначалу приводит в недоумение, хотя оно же в конечном счете и должно явиться ключом к пониманию специфики морфогенеза спородермы. Основное различие в условиях формирования спорополлениновых структур этих двух типов клеток хорошо известно. Безусловно, это — наличие каллозного футляра вокруг каждой микроспоры и тетрады в целом и отсутствие его у поверхности тапетальных клеток. Всегда одинаковая — сферическая — форма проорбикул, сердцевин будущих орбикул (телец Убиша), заставила нас задуматься о причинах этой универсальности. Ответ, как нам кажется, весьма прост и заключается в физико-химических закономерностях коллоидных растворов. Дело в том, что проорбикула представляет собой каплю липоидного вещества, выделяемого клеткой тапетума в довольно обширное периплазматическое пространство, отделяемое от полости пыльника с гидрофильной текальной жидкостью рыхлой первичной микрофибриллярной оболочкой. Так как липоидное вещество, попав в водный раствор, будет стремиться иметь наименьшую площадь раздела фаз, то оно приобретет форму шара, который, как известно, имеет наименьшую площадь поверхности при данном объеме. В дальнейшем, при развитии орбикулы, форма ее может меняться, причем полимеризация СП на проорбикуле идет таким образом, что ее поверхность приобретает определенное сходство с экзиной микроспор данного вида. Эти удивительные попытки «передразнивания» строения экзины на сферических проорбикулярных «болванках» требуют особого рассмотрения, а сейчас для нас важен лишь тот факт, что тапетальные клетки формируют некие отдельности — орбикулы, а микроспоры, одетые каллозой, — тонко устроенную экзину, простирающуюся по ее поверхности. Особенно показательно в этом отношении явление, наблюдаемое A. Dunbar (1973a) при изучении развития спородермы *Eleocharis palustris*. У этого вида каллозная оболочка образуется только вокруг тетрады в целом, но не между микроспорами; в результате нормальная экзина образуется вокруг всей тетрады, а между микроспорами образуется стенка из спорополлениновых глобул, т. е. из образований, аналогичных тапетальным орбикулам!

Все процессы заложения экзины идут между плазмалеммой микроспоры и каллозой, т. е. в тонком слое периплазматического пространства, имеющем, как известно, свои физико-химические закономерности. В процессе исследования развития примэкзины у микроспор *Michelia fuscata* мы обнаружили, что примэкзиновый матрикс состоит из округлых субъединиц, упакованных таким образом, что на срезе он напоминает гексагональный рисунок пчелиных сот со скругленными ячеями; сходная картина наблюдается в позднем матриксе *Magnolia delavayi*. Примэкзиновый матрикс является частью гликокаликса микроспоры и состоит из гликопротеинов и липопротеинов (Rowley, 1975), окруженных молекулами воды, т. е. является коллоидным раствором в тонком слое (между внутренней поверхностью каллозного слоя и наружной поверхностью плазмалеммы). Известно, что при образовании эмульсионного слоя между двумя стеклянными пластинками возникает гексагональный узор. Этот узор, как выясняется, широко распространен в природе: не только пчелиные соты, но и панцири многих диатомовых водорослей, скелеты радиолярий имеют правильный узор из шестиугольников. Обращаясь к геометрическим законам симметрии, выясняем, что гексагональный узор возникает вследствие наиболее плотной упаковки кругов на плоскости и соответственно шаров в пространстве (Вейль, 1968). Учитывая эти свойства симметрии, а также свойства эмульсий, в частности коллоидных растворов, мы приходим к выводу о естественном, автономном от специальных регулирующих механизмов возникновении гексагонального узора различной степени выраженности в примэкзиновом матриксе микроспор.

К нашему удовлетворению, мы нашли подтверждение этому ходу мысли в литературе. Еще в классической работе Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1973) о природе образования первичной экзины пыльцевых зерен покрытосеменных автор подчеркивала, что между плазмалеммой и каллозой образуется зазор, где образуется эмульсия вследствие смешивания веществ полости пыльника и микроспор и вследствие закона наименьших поверхностей — образование гексагонального узора в этом слое. Далее, автор высказывает предположение, что все типы структуры экзин — ячеистый, гранулярный, губчатый, гомогенный — возникают вследствие вариаций узора из-за различного химического состава веществ и различной ширины и кривизны зазора. С этим положением мы не можем согласиться, так как детерминация рисунка экзины — процесс очень точный и не может быть обусловлен лишь физико-химическими взаимодействиями, но идея об акцентировке внимания на свойствах эмульсии в тонком слое, имеющих значение на инициальных этапах заложения примэкзины, по нашему мнению, очень ценна.

Теперь необходимо рассмотреть несколько работ, посвященных построению клеточных оболочек вообще и экзины, в частности.

Изучая изолированные протопласты мезофилла и каллюса стебля *Skimmia japonica* с помощью метода замораживания—скалывания и трансмиссионного электронного микроскопа, H. Robenek (1980) обнаружил, что через 24 ч они начинают регенерировать оболочку. При этом в цитоплазме под плазмалеммой возникают много цистерн и везикул ЭР, контактирующих с плазмалеммой. На элементах ЭР и на плазмалемме был замечен одинаковый узор частиц, причем чаще всего гексагональный. Автор предполагает, что эти частички протеиновые или липопротеиновые молекулы и, возможно, они переходят с поверхности ЭР на плазмалемму в ходе образования особого гибридного липидного мембранного бислоя, составленного наружной частью мембраны ЭР и внутренней частью мембраны плазмалеммы. Отметим пока без обсуждения, что в этой работе особо ценным для нас является, во-первых, сам факт импринтинга (спечатывания) узора неких частиц с мембран ЭР на плазмалемму; во-вторых, гексагональность узора частиц и, в-третьих, предполагаемый химический состав этих частиц.

При изучении узора плазмалеммы у молодых микроспор рода *Lilium* методами замораживания—скалывания исследователи H. G. Dickinson и J. M. Sheldon (1986) обнаружили отпечаток гексагональной сетки, а также круглых частиц на поверхности протопласта в течение ранней тетрадной стадии. Гексагональность рисунка наблюдалась ими также при исследовании развивающегося примэкзинового матрикса, формирующейся примэкзины и — что очень интересно — на поверхности окаймленных пузырьков. Авторы отмечают, что сетка, образованная гексагональными единицами, является одной из наиболее типичных рисунков для биологических систем. В этой же статье авторы подчеркивают, что вопрос о том, какие же органеллы определяют рисунок экзины, далек от ясности, но предполагают, что, может быть, информацию о рисунке экзины несут окаймленные пузырьки, встраивающиеся в плазмалемму. Акцентируя внимание на рисунке самой плазмалеммы, авторы отмечают, что, по-видимому, на ранней тетрадной стадии здесь действует механизм «self-assembly» (самосборки), приводя к реорганизации мозаики мембраны с образованием сетчатого рисунка, отраженного в компонентах бимолекулярного листка.

На ранних стадиях развития микроспор *Ipomoea purpurea* выявлено, что примэкзиновый матрикс образует сеть гексагональных ячеек и такой же рисунок, но в зеркальном отображении (как бы отливочная форма) находится на внутренней стороне каллозного слоя (Waterkeyn, Bienfait, 1970).

При исследовании субструктурной организации экзины ряда видов использовалась весьма остроумная методика постепенного разрушения зрелой экзины 2-аминоэтанолом, так как это вещество разъединяет компоненты экзины в ходе процесса, противоположного ее построению (Southworth, 1974, 1986). В результате такой обработки на срезах экзины выявляется решетчатый узор с полигональными ячейками, образованный связанными между собой гранулами. Автор отмечает, что наблюдаемые структуры очень сходны с таковыми, обнаруживаемыми при развитии примэкзины. Предлагается модель структуры экзины — трехмерная сетка.

J. Rowley с соавторами, много и давно занимающийся выяснением субструктуры экзины, предлагает спирально-трубчатую модель, согласно которой вся экзина составлена из единиц-тафтов — спиральных макромолекулярных комплексов, ориентированных радиально, т. е. перпендикулярно к поверхности плазмалеммы. Эти единицы выявляются после мягкого гидролиза, а у некоторых видов (*Saxifraga* sp., *Nuphar* sp.) видны и без применения специальных деструктурирующих методик (Rowley, Flynn, 1968; Rowley, 1975, 1978; Abadie et al., 1986—1987). В самом начале развития микроспор плазмалемма вместе с ее гликокаликсом образует единую функциональную единицу — гликолемму; гликокаликс, по Rowley, организован как микрофиламентная структура со спиральными макромолекулами гликопротеинов и липопротеинов, причем этот трубчатый скелет экзины связан с цитоскелетом микроспоры (системой микротрубочек — МТ), который и способствует переносу макромолекул в гликолемму. Тот факт, что на электронно-микроскопических срезах развивающихся ранних микроспор за плазмалеммой часто видна сетка микрофибрилл, а не трубчатые элементы, автор объясняет сосуществованием трубчатых элементов и сетчатого матрикса.

По поводу модели структуры экзины, предложенной Rowley, необходимо заметить, что собственно трубчатые структуры видны на его микрографиях довольно редко: в основном наблюдаются как бы поперечные срезы через трубки или спирали. Хорошо видны трубчатые элементы только у *Nuphar variegatum*, но и здесь эти элементы имеют различную ориентацию. Именно это отсутствие преимущественной ориентации структурных элементов D. Southworth считает главным доводом, противоречащим модели Rowley, так как в этой модели постулируется радиальная направленность элементов в экзине.

Обращаясь к собственному материалу, мы можем сказать, что из 6 исследованных видов, принадлежащих к разным родам двух семейств — *Michelia fuscata* (Габараева, 1986а), *Manglietia tenuipes* (Габараева, 1987а), *Magnolia delavayi* (Габараева, 1988а), *Liriodendron chinensis* — сем. *Magnoliaceae; Asimina triloba* (Габараева, 1988а) и *Anaxagorea brevipes* — сем. *Annonaceae*, — лишь у *Michelia fuscata* и у *Magnolia delavayi* мы наблюдали матрикс из отчетливых субъединиц-тафтов; у остальных видов присутствовал матрикс в виде фибриллярной сетки, что согласуется скорее с моделью Southworth. Правда, мы не проводили специальной обработки срезов: удаления части СП 2-аминоэтанолом или удаления эпоновых смол со среза (Rowley, 1987—1988), и, возможно, что после этих процедур была бы выявлена субструктура иного вида, чем сетка. Однако у *Michelia fuscata*, где субструктурные единицы видны без всякой обработки, мы видим на срезах округло-овальные субъединицы примерно одинаковых размеров, образующие гексагональный узор, а также на некоторых стадиях развития матрикса у *Magnolia delavayi*. Эти субъединицы имеют форму, скорее близкую к сферической, чем к трубчатой, при которой неминуемо должны были бы появляться на срезах удлиненные профили субъединиц с различной степенью вытянутости вплоть до правильных трубок.

Какова истинная форма субструктурных единиц экзины и является ли она универсальной или же разной у различных видов — покажут будущие исследования. Но какой бы она ни была, это не решает вопроса о детерминации структуры экзины. Обе рассмотренные здесь модели структуры экзины — модель Rowley и модель Southworth — направлены на выяснение этой структуры как таковой, а не на выработку представлений, *как* на основе данной модели структуры происходит детерминация узора ювенильной экзины — примэкзины. Как известно из классической работы H. Dickinson (1976), структура будущей экзины определяется распределением в примэкзиновом матриксе полимеризационно-способствующих поверхностей, т. е. мест, где будет происходить полимеризация СП. Эти места в матриксе локализованы очень точно; такое точное распределение и контролируемое отложение предшественников СП требует, видимо, вмешательства ферментов. В модели Rowley часто идет речь о рецепторах СП, но при этом лишь констатируется, что некоторые из трубчатых элементов имеют эти рецепторы, а другие — не имеют. Также неясно, каков принцип распределения спорополлениновых рецепторов в рамках сетчатой модели Southworth. В самом деле, этот вопрос является наиболее сложным и требует, очевидно, каких-то новых подходов для решения. Нам кажется, однако, что сейчас уже следует предлагать какие-то гипотетические пути, объясняющие осуществление этой детерминации, хотя бы в общих чертах.

Если мы бегло просмотрим теперь основные положения цитируемых работ вместе с нашими собственными данными, то увидим, что в них имеется один повторяющийся мотив: гексагональность узора примэкзинового матрикса (если это микроспоры) или гексагональность узора частиц на плазмалемме (если это комплекс плазмалемма-гликокаликс каких-либо других клеток). Мы уже разбирали физико-химические причины возникновения подобного рода естественной симметрии на поверхности сфер в тонком слое. Так как гликокаликс микроспор представляет собой, по сути, коллоидный раствор в тонком слое между плазмалеммой и каллозой, естественно предположить, что его молекулы всегда располагаются относительно друг друга неким определенным образом, складывая молекулярную сеть-решетку с определенной трехмерной структурой. Здесь может иметь место или сетчатая, или спирально-трубчатая субструктура, или же структура с округлыми субъединицами. Существенным здесь является то, что, во-первых, структура эта, по-видимому, более или менее универсальна и, во-вторых, является самоорганизующейся, т. е. образующейся как следствие физико-химических законов коллоидного раствора в тонком слое.

Итак, в основе своей строение примэкзинового матрикса как части гликокаликса микроспор, вероятно, очень сходно для разных видов растений, а таксонная специфика структуры будущей экзины зависит от того, как именно «сядут» рецепторы СП в звеньях имеющейся молекулярной решетки. Понятие «спорополлениновый рецептор», разумеется, очень общее, и следует, по всей вероятности, говорить о молекулах фермента, катализирующего полимеризацию предшественников СП. Не следует бояться факта присутствия ферментных молекул за плазмалеммой: во-первых, гликокаликс не является внеклеточным образованием, он продукт плазмалеммы и составляет с ней единое целое — гликолемму; считают весьма вероятным участие цитоскелета микроспоры (системы микротрубочек) в переносе макромолекул в гликолемму (Abadie et al., 1986—1987). Во-вторых, нам уже известны примеры, когда полимеризация предшественников вещества, синтезируемых в клетке, идет только на наружной поверхности плазмалеммы, например микрофибрилл целлюлозы (Васильев, 1984). Наконец, известны факты не только присутствия и функционирования ферментов за плазмалеммой, но даже во внешней среде, как это происходит с гидролитическими ферментами в составе пищеварительной жидкости на поверхности листа росянки (Heslop-Harrison, 1975; Васильев, Муравник, 1986; Муравник, 1988). Вообще, классические представления, подкрепленные цитохимическими данными, говорят о том, что периплáзма является средоточием ионов, ферментов и ферментативных комплексов, при этом присутствие ионов необходимо для выхода ферментов за плазмалемму (Roland, 1973).

Как же определяются места для встраивания рецепторов СП (молекул ферментов) в молекулярную сеть примэкзинового матрикса? В принципе возможны два пути: 1) внесение образца, «затравки» необходимого рисунка распределения СП-рецепторов; 2) внесение лишь самих макромолекул, тогда как их распределение, ориентация и закрепление в матриксе сможет происходить самопроизвольно, т. е. при взаимодействии электрических зарядов отдельных частей макромолекулы с зарядами молекул окружающего матрикса, в зависимости от конформационных свойств макромолекулы, от положения гидрофильных и гидрофобных «хвостов» молекул и других сил межмолекулярного взаимодействия.

Если детерминация рисунка экзины происходит первым путем, т. е. привнесением готового образца рисунка, этот процесс может осуществляться путем спечатывания информации (импринтинга), несомой цитоплазматическими компонентами. Так, многие исследователи считают, что рисунок примэкзины детерминируется контактами цистерн ЭР с плазмалеммой (Heslop-Harrison, 1963a; Skvarla, Larson, 1966; Shoup et al., 1980; Zavada, 1984). Мы наблюдали контакты цистерн и трубок АЭР с плазмалеммой у всех 6 исследованных видов, и при этом лишь у *Magnolia delavayi* прослеживается связь между местом подхода конца цистерны АЭР и заложением проколумеллы в этом же месте, за плазмалеммой. Однако мы считаем, что такие картины, скорее, свидетельствуют о способе секреции предшественников СП за плазмалемму, а не о способе детерминации рисунка, что отнюдь не одно и то же; такой способ был бы слишком грубым для достижения цели; к тому же как бы мы объяснили возникновение, скажем, не столбика в экзине, а целого ряда гранул (в гранулярной экзине), сети ячей (в ячеистой или альвеолярной экзине) или тем более сложных кружевоподобных экзин с двумя «этажами» разновысоких колумелл подходом к плазмалемме цистерны ЭР? Нужен более тонкий механизм. Возможно, мы имеем пример такого механизма благодаря уже упомянутой работе Robenek (1980): при восстановлении оболочки голых протопластов происходило спечатывание узора частиц (видимо, молекул протеинов и липопротеинов) с мембран цистерн ЭР на плазмалемму. Этот способ привнесения информации в примэкзину кажется нам весьма вероятным (если соответственно предположить, что частицы, переносимые на плазмалемму, — ферментные молекулы), судя по неизменно наблюдающимся контактам цистерн АЭР с плазмалеммой в течение тетрадного периода у всех исследованных нами видов, а также по литературным данным. Ряд авторов допускают возможность перенесения информации путем ассоциации рибосом или их агрегатов с плазмалеммой (Heslop-Harrison, 1963b; Dickinson, 1970, 1976; Dunbar, 1973b).

Если же детерминация рисунка идет вторым путем, т. е. происходит лишь неорганизованное, беспорядочное внесение в примэкзиновый матрикс макромолекул ферментов-катализаторов полимеризации СП, тогда, как мы считаем, в процессе упорядочивания их положения в матриксе на первый план выходят те свойства структуры белковой молекулы, которые являются биологически функциональными. Хорошо известно, что молекулы белков, в частности ферментов, имеют спиральную конфигурацию и построены из остатков аминокислот, соединенных пептидными и водородными связями. Последовательность аминокислотных остатков (первичная структура белка) различна для каждого белка, что создает на поверхности спирали из боковых цепей аминокислот специфический рельеф, определяющий структуру центров ферментативной активности молекулы (Пасынский, 1959). С другой стороны, функциональная пространственная структура белков определяется, кроме химических связей в белковых цепях, целой гаммой слабых взаимодействий: электростатическими силами, ван-дер-ваальсовыми силами, водородными связями и прежде всего, гидрофобными взаимодействиями, поскольку глобулярные белки функционируют в водном окружении (Волькенштейн, 1988). Таким образом, белковые глобулы — это динамические системы, поведение которых зависит от положения их в системе окружающих молекул (слабые взаимодействия) и свойств их собственных элементов: первичной структуры и вторичной структуры (конформации). Теперь, учитывая эти исходные свойства белковой молекулы, получаем для примэкзинового матрикса: 1) первичная структура фермента, детерминированная, очевидно, генетически, определяет расположение центров ферментативной активности в молекуле фермента; 2) возникновение каждой «высшей» структуры молекулы фермента (вторичной, третичной и четвертичной) происходит в результате самосборки: конформация, сворачивание в глобулу и (или) комплекс глобул (Волькенштейн, 1988); 3) ориентация этих ферментных глобул в сети примэкзинового матрикса зависит от уравновешивания сил всех слабых взаимодействий электростатических, ван-дер-ваальсовых, водородных связей, гидрофобных взаимодействий), в результате чего молекула фермента поворачивается относительно окружающих молекул неким определенным образом и занимает в матриксе определенную ориентацию относительно самого матрикса и относительно других молекул ферментов.

Таким образом, мы видим, что эта самая «некая определенная ориентация» молекулы фермента-катализатора реакции полимеризации предшественников СП в примэкзиновом матриксе и приводит в конечном счете к тому разнообразию структуры экзины, которое нам известно (т. е. создаются «полимеризационно-способствующие поверхности») (Dickinson, 1976). Развивая дальше эти представления, мы должны отметить, что во всех процессах построения дифференцированного примэкзинового матрикса со спорополлениновыми рецепторами, готового к формированию примэкзины, бóльшая часть процессов идет уже самопроизвольно, автономно как следствия заданных ранее условий: 1) организация гликокаликса и примэкзинового матрикса (свойства пространственной симметрии в тонком слое между плазмалеммой и каллозой); 2) распределение центров ферментативной активности внутри молекулы фермента (специфический рельеф — следствие первичной структуры белка); 3) возникновение вторичной (конформация) и третичной (сворачивание в глобулу) структуры молекулы фермента; 4) ориентация, «посадка» этих пространственно сложно устроенных молекул фермента в толще примэкзинового матрикса.

Какое же звено этих процессов ответственно за структуру экзины? Видимо, небольшие различия в первичной структуре ферментных молекул, которая, как было давно показано (Heslop-Harrison, 1971), определяется генетически у каждого данного вида и передается от диплоидных материнских клеток пыльцы (МКП) к гаплоидным микроспорам путем сохранения долгоживущей *i*-РНК в цитоплазме мейоцита в ходе мейоза и дальнейшего функционирования этой *i*-РНК уже в цитоплазме микроспор, результатом чего и является появление ферментных молекул. Значительных различий в их структуре быть не должно, так как данный фермент предназначен во всех случаях для катализа одной и той же реакции. Однако даже незначительные различия в первичной структуре ферментной молекулы могут привести к изменению конформации молекулы, а она, в свою очередь, — к иному сворачиванию молекулы в глобулу; от пространственно-геометрических свойств макромолекул ферментов значительно зависит их распределение в сети примэкзинового матрикса и, следовательно, рисунок экзины.

Существует точка зрения, что узор экзины закодирован в плазмалемме молодой микроспоры еще со времени предмейоза (Dickinson, Heslop-Harrison, 1971). В этом случае какую-то роль, вероятно, могут играть интегральные и периферические мембранные протеины. Однако здесь осложнение заключается уже в том, что из-за латеральной текучести билипидного слоя протеиновые молекулы, погруженные в него, тоже должны диффундировать латерально (Lodish, Rothman, 1979), и эта нестабильность их положения лишает возможности привязки к ним гипотетических дальнейших событий детерминации рисунка с самого начала.

Следует сказать, что идеи самосборки и спонтанной упорядоченной ориентации тех или иных единиц (молекул, микрофибрилл и т. д.) уже давно «витают в воздухе». Так, при изучении синтеза микрофибрилл клеточной оболочки сразу две группы авторов допустили возможность самосборки и спонтанной упорядоченной ориентации микрофибрилл целлюлозы в периплазме чисто физико-химическим путем (Roland, Vian, 1979; Burgess, Linstead, 1979). Идея о механизме самоорганизации сетчатого рисунка плазмалеммы, как мы упоминали выше, проскальзывает у исследователей развития тетрад микроспор представителей рода *Lilium* (Dickinson, Sheldon, 1986).

Вернемся теперь к первоначальной цели этого анализа. Нам необходимо объяснить, как возникает все многообразие структуры экзины. При ближайшем рассмотрении выясняется, что многообразие сводится к 5 типам: гомогенной, гранулярной, альвеолярной, ячеистой и колумеллятной экзине; при этом самостоятельность гомогенной стоит под вопросом,так же как и разграниченность альвеолярной и ячеистой. Разумеется, в пределах этих типов существует большой ряд вариаций и переходных форм. Однако не только эта вариабельность, но и условные 5 типов структуры экзины хорошо объяснимы в свете вышеизложенных представлений, т. е. наличия (условно) 5 небольших вариаций в первичной структуре молекул фермента, полимеризующего предшественники СП, с вытекающими отсюда последствиями в виде нарастающих (подобно снежному кому) изменений вторичной и третичной структуры фермента, что приводит к различной «упаковке» встроенных в примэкзиновый матрикс ферментных молекул. Пространственный рисунок расположения этих молекул и определяет структуру экзины.

Выводы

1. Универсальная сферическая форма проорбикул объясняется, скорее всего, физико-химическими закономерностями поведения двух фаз — липоидной (вещества проорбикул) и гидрофильной (периплазматическое пространство).

2. Несмотря на постоянно наблюдающийся параллелизм между многими процессами, идущими в тапетуме и в микроспорах, тапетальные клетки синтезируют орбикулы (или, точнее, тапетодерму с орбикулами), а микроспоры — сложноструктурированную экзину. Мы считаем, что ключ к пониманию способа детерминации структуры экзины лежит в анализе разницы этих структурообразующих процессов, опирающемся на факт наличия каллозного футляра вокруг микроспор и его отсутствия около тапетальных клеток.

3. Слой каллозы вокруг микроспор создает ровное узкое пространство между нею и плазмалеммой. Свойства гликокаликса плазмалеммы, являющегося, по сути, коллоидным раствором, в этом тонком слое являются особыми и ведут к определенному самораспределению в этом слое молекул липо- и гликопротеинов, в результате чего образуется слой примэкзинового матрикса, имеющего гексагональный узор — рисунок поверхности, широко распространенный как в природе, так и в экспериментальной химии коллоидных растворов.

4. К важнейшему вопросу палинологии — вопросу о детерминации структуры экзины — следует подходить не на уровне ультраструктурной морфологии путем поисков органелл, определяющих рисунок экзины собственной топографией вблизи плазмалеммы. Органеллы, особенно эндоплазматический ретикулум, по нашему мнению, синтезируют и секретируют вещества (по-видимому, предшественники спорополленина) в строящуюся оболочку.

5. Какова бы ни была субструктура примэкзинового матрикса: сетка, по Southworth, спиральные макромолекулы, по Rowley, или округлые субъединицы, по нашим данным, структура экзины будет зависеть от распределения в этом матриксе макромолекул ферментов, ответственных за полимеризацию спорополленина.

6. Мы предполагаем два гипотетических пути распределения макромолекул ферментов-катализаторов полимеризации спорополленина в примэкзиновом матриксе: 1) внесение готового образца («затравки») распределения этих молекул путем импринтинга (спечатывания) информации с поверхности органелл (главным образом с цистерн эндоплазматического ретикулума) прямо на плазмалемму или же 2) привнесение ферментных молекул в примэкзиновый матрикс в неупорядоченном виде.

7. Во втором случае ориентация, поворачивание этих ферментных молекул в сети примэкзинового матрикса, зависит от равнодействующей всех сил слабых взаимодействий (электростатических, ван-дер-ваальсовых, гидрофобных). Эта равнодействующая зависит от вторичной и третичной структуры самих макромолекул (конформации и сворачивания в глобулу), которые, в свою очередь, определяются первичной, генетически детерминированной структурой фермента. В этом случае небольшие различия в первичной структуре фермента приведут к значительным различиям в ориентации его молекул в толще матрикса.

8. Таким образом, мы предполагаем, что во всех процессах построения дифференцированного примэкзинового матрикса и укрепления в нем спорополлениновых макромолекулярных рецепторов, определяющих структуру экзины, бóльшая часть процессов идет самопроизвольно, и структуры образуются путем самосборки как следствия уже заданных в морфогенезе условий и физико-химических свойств макромолекулярных растворов в тонком слое.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Строение и образование микрофибрилл клеточной оболочки // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 9. С. 1145—1157. — *Васильев А. Е., Муравник Л. Е.* Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris (Lentibulariaceae)* в связи с секрецией // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 8. С. 1050—1059. — *Вейль Г.* Симметрия. М.: Наука, 1968. 191 с. — *Волькенштейн М. В.* Биофизика. М.: Наука, 1988. 591 с. — *Габараева Н. И.* Развитие экзины у *Michelia fuscata (Magnoliaceae)* в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986а. Т. 71, № 3. С. 311—322. — *Габараева Н. И.* Ультраструктурное исследование развития интины *Michelia fuscata (Magnoliaceae)* в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986б. Т. 71, № 4. С. 416—428. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes (Magnoliaceae)* в течение тетрадного периода: построение примэкзины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987а. Т. 72, № 3. С. 281—290. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие ламелл эндэкзины у *Manglietia tenuipes (Magnoliaceae)* в связи с вопросом о наличии эндэкзины у примитивных покрытосеменных // Бот. журн. 1987б. Т. 72, № 10. С. 1310—1317. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие оболочки пыльцевого зерна *Manglietia tenuipes (Magnoliaceae)*: построение интины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987в. Т. 72, № 11. С. 1470—1477. — *Габараева Н. И.* Исследования онтогенеза для выяснения структуры и филогенеза зрелой спородермы на примере некоторых видов *Magnoliaceae* и *Annonaceae* // Палинология в СССР. Новосибирск: Наука, 1988а. С. 48—52. — *Габараева Н. И.* Необычные агрегаты эндоплазматического ретикулума в развивающихся микроспорах примитивных покрытосеменных // XIII Всесоюз. конф. по электрон. микроскопии. М., 1988б. С. 240. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Физико-химическая природа образования первичной экзины пыльцевых зерен покрытосеменных растений // Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1973. С. 57—70. — *Муравник Л. Е.* Ультраструктура пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris (Lentibulariaceae)* в связи с их функцией // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 1. С. 24—33. —*Пасынский А. Г.* Коллоидная химия. М.: Высш. шк., 1959. 265 с. — *Abadie M., Hideux M., Rowley J. R.* Ultrastructural cytology of the anther. II. Proposal for a model of exine considering a dynamic connection between cytoskeleton, glycolemma and sporopollenin-synthesis // Ann. Sci. Nat. Bot. Paris. 1986—1987. Ser. 13. Vol. 8. P. 1—16. — *Burgess J., Linstead P.* Structure and association of wall fibrils produced by regenerating tobacco protoplasts // Planta. 1979. Vol. 146, N 2. P. 203—210. — *Dickinson H. G.* Ultrastructural aspects of primexine formation in the microspore tetrad of *Lilium longiflorum* // Cytobiologia. 1970. Bd 1. Hf 4. S. 437—449. — *Dickinson H. G.* The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen // Pollen et Spores. 1976. Vol. 18, N 3. P. 321—334. — *Dickinson H. G., Heslop-Harrison J.* The mode of growth of the inner layer of the pollen-grain exine in *Lilium* // Cytobios. 1971. Vol. 4. P. 233—243. — *Dickinson H. G., Sheldon J. M.* The generation of patterning at the plasma membrane of the young microspore of *Lilium* // Pollen et Spores. London. 1986 (Linn. Soc. Symp. Ser.). N 12. P. 1—17. — *Dunbar A.* Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (*Cyperaceae*). 1. Ultrastructure and ontogeny // Bot. Notiser. 1973a. Vol. 126, N 2. P. 197—254. — *Dunbar A.* Pollen ontogeny in some species of *Campanulaceae*. A study by electron microscopy // Bot. Notiser. 1973b. Vol. 126, N 3. P. 277—315. — *Heslop-Harrison J.* An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula* // Grana Palynol. 1963a. Vol. 4, N 1. P. 7—24. — *Heslop-Harrison J.* The pollen wall: structure and development // Soc. Exper. Biol. Symp. Cambridge. 1963b. — *Heslop-Harrison J.* Wall pattern formation in angiosperm microsporogenesis // Control mechanism of growth and differentiation. Symp. Soc. Exp. Biol. Cambridge: Univ. Press. 1971. N 25. P. 277—300. — *Heslop-Harrison J.* Enzyme release in carnivorous plants // Lysosomes in biology and pathology. 1975. Vol. 4, N 43. P. 525—578. — *Lodish H. F., Rothman J. E.* The assembly of cell membranes // Sci. Amer. 1979. Vol. 240, N 1. P. 38—53. — *Robenek H.* Relationship between the endoplasmic reticulum and the plasma membrane of

protoplasts of *Skimmia japonica* Thunb. // Biol. Zentr. 1980. Vol. 99. N 1. P. 13—23. — *Roland J.-C.* The relationship between the plasma membrane and plant cell wall // Int. Rev. Cytol. 1973. Vol. 36. P. 45—92. — *Roland J.-C., Vian B.* The wall of the growing plant cell: its three-dimensional organization // Int. Rev. Cytol. 1979. Vol. 61. P. 129—167. — *Rowley J. R.* Lipopolysaccharide embedded within the exine of pollen grains // 33rd Ann. Proc. Electron Microscopy Soc. Amer. Las Vegas. Nevada, 1975. P. 572. — *Rowley J. R.* A model of exine substructure // Abstr. 11th Ann. Meet. Amer Ass. Stratigraph. Palynol. Phoenix, Arizona, 1978. — *Rowley J. R.* Substructure within the endexine, an interpretation // J. Palynol. 1987—1988. Vol. 23—24. P. 29—42. — *Rowley J. R., Flynn J. J.* Tubular fibrils and the ontogeny of the yellow water lily pollen grain // J. Cell Biol. 1968. Vol. 39. P. 159. — *Shoup J. R., Overton J., Ruddat M.* Ultrastructure and development of the sexine in the pollen wall of *Silene alba (Caryophyllaceae)* // Bot. Gaz. 1980. Vol. 141, N 4. P. 379—388. — *Skvarla J. J., Larson D. A.* Fine structural studies of *Zea mays* pollen. I. Cell membranes and exine ontogeny // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53, N 10. P. 1112—1125. — *Southworth D.* Solubility of pollen exines // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61, N 1. P. 36—44. — *Southworth D.* Substructural organization of pollen exines // Pollen et Spores. London, 1986 (Linn. Soc. Symp. Ser.). N 12. P. 61—69. — *Waterkeyn L., Bienfait A.* On a possible function of the callosic special wall in *Ipomoea purpurea* (L.) Roth. // Grana. 1970. Vol. 10, N 1. P. 13—20. — *Zavada M.* Pollen wall development of *Austrobaileya maculata* // Bot. Gaz. 1984. Vol. 145, N 1. P. 11—21.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 VI 1989.

SUMMARY

The invariably spherical form of the lipoidal proorbicules, secreted into the peritapetal space and the diversity of sculpture pose the question why there is such a difference between the form of tapetal and microsporous protosporopolleninous concretions, and, consequently — about the ways of exine structure determination. Indeed, a lipoidal substance of proorbicules is secreted into a fairly large peritapetal space, which is filled by hydrophilous tecal fluid. In accordance with the properties of emulsion, the droplet of a lipoidal substance will take the form of sphere (the smallest interface of phases in a given volume). However, any microspore is surrounded by the callose special wall and its primexine matrix in initiated in narrow space between the callose wall and the plasma membrane. The substances of primexine matrix — proteins, lipids, carbohydrates and their derivatives, being surrounded by the H_2O-molecules, form a colloid solution. The properties of the colloid solution in thin layer are well known both in nature and experimental conditions. The particles of such solutions form the hexagonal pattern spontaneously. It is possible that the primexine matrix, being the part of the cell glycocalix, is the self-assembly system, and therefore we often see the hexagonal pattern in wall sections of young microspores (Gerasimova-Navashina, 1973; Dickinson, Sheldon, 1986; Gabarayeva, 1986a, 1988a).

The primexine matrix substructure in general appears more-or-less similar in all plants. It may be a three-dimensional network of spiral macromolecules, as J. Rowly considers; a polygonal net, according to D. Southworth, or, as we conclude from our data, a polylayer of spherical subunits. In any case, the structural pattern of the future exine is determined by the distribution of the receptors of SP, which may be enzyme molecules, facilitating polymerization of sporopolleninous precusors, within the primexine matrix. We suggest that the pattern of exine depends upon the manner of the orientation of molecules of these enzymes in the primexine matrix, and this orientation, «the turning» of enzyme molecules occurs as the result of the weak intermolecular interactions, and as a consequence of equilibration of electrostatic forces, Van-der-Vaal's and hydrophobic ones. The secondary and the tertiary structures of enzyme molecule (conformation and rolling-up into globule) also play a role in its orientation within matrix, but all these processes are spontaneous and depend only on the primary structure of enzyme molecule. The only primary structure is determined genetically, and the distribution of enzyme activity centres depends on it. There are only a few main types of exine structure (homogenous, granular, alveolar, columellate) and the same number of variations of primary structure of enzyme molecule are probably sufficient to be genetically determined. These main types and all the other variations and transitional forms of exine structure can be determined in the course of the differentiated primexine matrix formation and the orientation of the sporopolleninous macromolecular receptors in it by means of the self-assembly processes, which occur spontaneously and autonomously, as the consequence of the conditions in datum morphogenesis and of physical-chemical properties of molecular solutions in thin layer.

Another mode of exine pattern determination is also possible: the imprinting of the information about future exine pattern or other types of cell walls from the surface of certain cytoplasmic organelles directly to the plasma membrane — the data obtained by the freeze-etching technique (Robenek, 1980; Dickinson, Sheldon, 1986). The results of many authors and our own data indicate the constant close association of certain organelles, especially the ER, with the plasma membrane, and these are the indirect proofs of this supposition. However, in this case the processes of organization of the enzyme molecules, polymerizing sporopollenin within the space of primexine matrix after the introduction of a sample, in our opinion, can also proceed by self-assembly and autonomously before and after the moment of imprinting.

УДК 581.321
© 1990

И. И. Шамров

СЕМЯПОЧКА *GENTIANA CRUCIATA (GENTIANACEAE)*: СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ

I. I. SHAMROV. THE OVULE OF *GENTIANA CRUCIATA (GENTIANACEAE)*: STRUCTURAL-FUNCTIONAL ASPECTS OF DEVELOPMENT

У *Gentiana cruciata* накопление в семяпочке полисахаридов, РНК и белков коррелирует с определенными периодами и критическими точками (стадиями структурно-функциональной перестройки) в ее развитии и функционированием отдельных ее структурных элементов. В период интенсивных клеточных делений и дифференциации структур семяпочки аккумуляции крахмала и белков в клетках различных тканей находятся в обратной зависимости. Обсуждаются возможные пути поступления веществ из плаценты в семяпочку. В течение первого (увеличение размеров бугорка семяпочки и развитие археспориальной клетки) и второго (дифференциация структур семяпочки — интегумента, нуцеллуса, халазы и фуникулуса — и формирование тетрады мегаспор) периодов вещества поступают главным образом в соматические ткани. Во время третьего периода происходит образование прокамбиального тяжа в фуникулусе, формируются интегументальный тапетум и гипостаза, что вызывает перераспределение веществ в направлении развивающегося зародышевого мешка.

Одним из актуальных направлений современной эмбриологии растений является изучение структурно-функциональных особенностей развития эмбриональных структур и выявление морфогенетических и морфофизиологических корреляций и координаций. Форма и функция неразрывно связаны, и морфологические явления имеют свою физиологическую основу.

В семяпочке цветковых растений многие структуры (гипостаза, подиум, постамент, интегументальный тапетум и др.) исследованы еще недостаточно, что тормозит разработку их типов и классификаций. Однако важно не только выявить закономерности дифференциации структур семяпочки, но и понять, как они интегрируются в рамках всей семяпочки как системы в онто- и филогенезе.

Системный подход является перспективным для изучения различных эмбриональных структур цветковых растений (Батыгина, 1974, 1984; Никитичева, 1979; Batygina, Vasilyeva, 1981; Батыгина, Васильева, 1983; Vasilyeva et al., 1987, и др.). Используя этот подход, в настоящей статье с помощью гистохимических методик изучена динамика различных пластических веществ и обсуждены вопросы формирования и функционирования некоторых тканей и возможные пути поступления C- и N-ассимилятов в семяпочку *Gentiana cruciata*.

Материал и методика исследования

Объектом исследования явился вид *Gentiana cruciata* L. Материал собран в течение 1987—1988 гг. на альпийских горках парка Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград).

Завязи на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA и Карнуа (6 : 3 : 1 и 3 : 1) и обрабатывали по общепринятой методике. Срезы толщиной 5—10 мкм окрашивали генцианвиолетом, по Ньютону, с подкраской оранжем «Ж» в гвоздичном масле и фуксин-сернистой кислотой, по Фельгену, с подкраской гематоксилином, по Эрлиху, и алциановым синим. Кроме того, были использованы следующие гистохимические методики: 1) ШИК-реакция (Дженсен, 1965) на полисахариды клеточных оболочек, а также на крахмал (параллельно реакция с раствором йода в йодистом калии) и на продукты его неполного распада — декстрины (Цингер, Поддубная-Арнольди, 1959) или мальтосахариды (Manners, 1974); число крахмальных зерен подсчитывали на центральных срезах клеток; 2) окраска процооновыми красителями для одновременного обнаружения белков (ярко-синий RS) и нерастворимых углеводов (ярко-красный 2BS) (Иванов, Литинская, 1967); окраска метиловым зеленым-пиронином, по Браше, для совместного выявления ДНК и РНК (контроль на РНК — 1 N раствор хлорной кислоты) (Дженсен, 1965). Исследование проведено с помощью микроскопа Amplival фирмы Цейс.

Результаты исследования

Паракарпный гинецей *Gentiana cruciata* представлен двумя плодолистиками. В стенке 1-гнездной завязи формируются 6 проводящих пучков (3 в каждом плодолистике). От них в плаценты в направлении каждой семяпочки ответвляются мелкие проводящие пучки, однако в семяпочки последние не входят (рис. 1, *1*). В завязи на четырех париетальных плацентах развивается большое количество семяпочек, при этом в плоскости поперечного среза их можно наблюдать от 12 до 20.

Динамика полисахаридов

Завязь. В периоды развития семяпочек в стенке завязи обнаруживается крахмал. Однако на рис. 1 показано не абсолютное число крахмальных зерен в клетках, а относительное содержание крахмала в разных областях стенки завязи, хотя число крахмальных зерен для всех ее клеток подсчитывалось на всех стадиях развития.

В завязи во время возникновения бугорков семяпочек больше всего крахмал выявляется в наружной эпидерме (25—30 крахмальных зерен на клетку), тогда как в субэпидерме стенки завязи с наружной стороны и внутренней эпидерме крахмальных зерен 18—20, в клетках глубже лежащих слоев — 5—10, а вокруг проводящих пучков — единичные крахмальные зерна (рис. 1, *1*). Первые ксилемные (спиральные сосуды) и флоэмные элементы имеются сначала лишь в проводящих пучках завязи. В дальнейшем, в течение мегаспорогенеза в семяпочках, крахмал почти полностью исчезает из клеток стенки завязи с наружной стороны, при этом в наружной эпидерме число крахмальных зерен составляет всего 3—5 на клетку. В мелких (плацентарных) проводящих пучках также дифференцируются первые спиральные сосуды (рис. 1, *2, 3*). Затем, по мере развития зародышевых мешков в семяпочках, в стенке завязи происходит интенсивное накопление крахмала вокруг проводящих пучков (рис. 1, *4*), причем на стадии зрелого зародышевого мешка главным образом в плацентах. В клетках плацент обнаруживается 20—30 крахмальных зерен, тогда как внутренней эпидермы стенки завязи — 8—10, а наружной эпидермы — единичные крахмальные зерна (рис. 1, *5*).

Семяпочка. В плаценте перед формированием семяпочек эпидерма и субэпидерма состоят из прямоугольных клеток, делящихся антиклинально. В них, а также в овальных крупных клетках 3—4 глубжележащих слоев плаценты имеется крахмал. В дифференцирующемся бугорке семяпочки во время выделения археспориальной клетки крахмал присутствует преимущественно в эпидерме и субэпидерме (рис. 2, *1*). По мере роста бугорка семяпочки

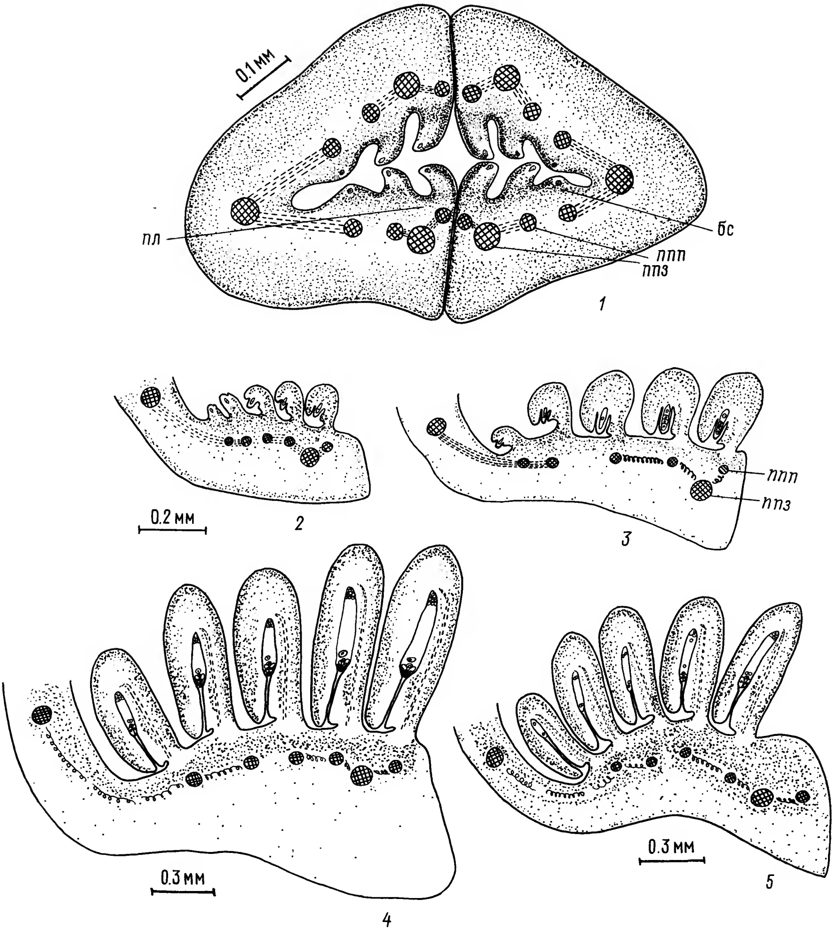


Рис. 1. Строение завязи на поперечных срезах и динамика содержания крахмала в ее стенке, плацентах и семяпочках.

В клетках показано не абсолютное число крахмальных зерен, а относительное содержание крахмала в виде точек в различных частях стенки завязи, плацентах и семяпочках. *1* — завязь во время формирования бугорков семяпочек и дифференциации археспориальной клетки; *2*, *3* — часть завязи во время дифференциации структур семяпочки и мегаспороцита; *4*, *5* — часть завязи с семяпочками, в которых происходит развитие зародышевого мешка. *бс* — бугорок семяпочки, *пл* — плацента, *ппз* — проводящий пучок завязи, *ппп* — плацентарный проводящий пучок.

и развития археспориальной клетки в основании последней начинают выделяться клетки, ядра которых содержат 2—3 ядрышка (рис. 2, *2*). Постепенно под формирующимся мегаспороцитом появляется осевой ряд клеток, цитоплазма которых дает интенсивную реакцию на декстрины (рис. 2, *3*). Крахмал аккумулируется преимущественно в эпидерме и субэпидерме (18—20 крахмальных зерен на клетку) со стороны, противоположной направлению изгиба семяпочки в анатропное положение.

С вступлением мегаспороцита в мейоз в некоторых клетках эпидермы бугорка семяпочки происходят периклинальные деления, являющиеся началом дифференциации интегумента (рис. 2, *4*). Характер локализации крахмальных зерен в клетках семяпочки сохраняется. Постепенно число слоев клеток семяпочки увеличивается (рис. 3, *1*, *2*) и крахмал появляется почти во всех ее клетках. На стадии образования синаптонемального комплекса в ядре мегаспороцита (рис. 3, *2*) в клетках эпидермы насчитываются 20—30 крахмальных зерен, часть которых имеет несколько образовательных центров, в клетках субэпидермы — 15—20,

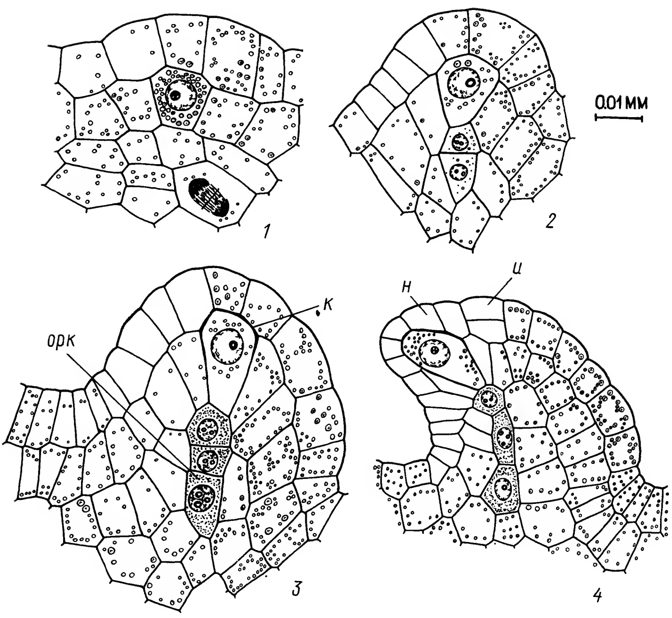


Рис. 2. Начальные стадии формирования семяпочки и динамика содержания полисахаридов в ее тканях.

Крахмал показан в виде гранул, декстрины — в виде точек. *1* — дифференциация бугорка семяпочки и археспориальной клетки; *2* — увеличение размеров бугорка семяпочки и развитие археспориальной клетки; *3* — бугорок семяпочки на стадии мегаспороцита перед мейозом; *4* — дифференциация интегумента и нуцеллуса и начало мейоза в мегаспороците. *и* — интегумент, *к* — каллоза, *н* — нуцеллус.

в остальных клетках — 5—10. Фактически с этой стадии в семяпочке можно выделить ее структуры: интегумент, нуцеллус, халазу и фуникулус. Во время завершения формирования тетрады мегаспор в клетках нуцеллуса отмечается исчезновение крахмала, появляется реакция на декстрины (рис. 3, *3*) и начинается утолщение оболочек клеток, особенно наружных тангенциальных и радиальных стенок (рис. 3, *4*). Обнаруживаются первые признаки дегенерации клеток нуцеллуса: ядра становятся продолговатыми и теряют свою четкую структуру. Весь процесс деструкции нуцеллуса завершается к стадии 4-ядерного зародышевого мешка (рис. 5, *1*, *2*), причем последними дегенерируют его микропилярные клетки. В фуникулусе семяпочки на стадии тетрады мегаспор (рис. 3, *4*) за счет делений клеток осевого ряда образуются 2 тяжа узких прокамбиальных клеток. В семяпочке начинают выделяться 2 зоны клеток с интенсивной реакцией на декстрины: 1) базальная часть фуникулуса и 2) клетки халазы в основании нуцеллуса и тетрады мегаспор.

В клетках внутренней эпидермы интегумента на заключительных стадиях образования тетрады мегаспор происходят периклинальные деления, приводящие к формированию двух слоев клеток (рис. 3, *3*). Сначала эти клетки изодиаметрические, затем становятся прямоугольными и после стадии 4-ядерного зародышевого мешка сильно вытягиваются в тангенциальном направлении (рис. 5, *1*, *2*). Ядра в них лопастные, а число ядрышек составляет 4—5.

В период формирования в семяпочке зародышевого мешка из внутренней эпидермы и части прилегающих слоев интегумента постепенно исчезает крахмал и появляется реакция на декстрины (рис. 4, *1*, *2*). Уменьшается количество крахмала в халазе семяпочки (рис. 5, *1*, *2*). По мере созревания зародышевого мешка увеличивается число крахмальных зерен в наружной эпидерме семяпочки. На стадии зрелого зародышевого мешка (рис. 7) в ее клетках можно обнаружить до 100 крахмальных зерен, многие из них имеют несколько образовательных

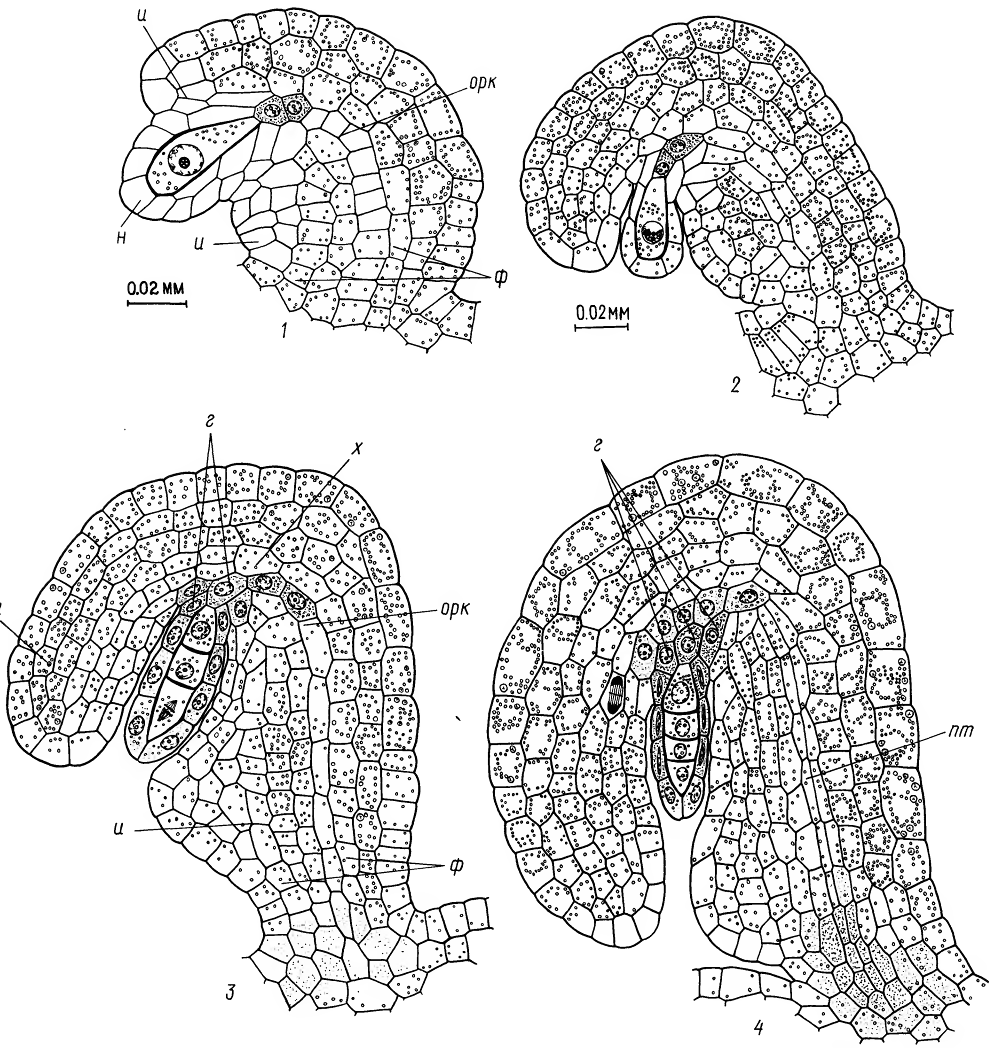


Рис. 3. Дальнейшее формирование структур семяпочки и завершение мейоза в мегаспороците.
1, *2* — профаза I мейоза в мегаспороците; *3* — образование тетрады мегаспор; *4* — семяпочка на стадии тетрады мегаспор, образование прокамбиального тяжа в фуникулусе. *орк* — осевой ряд клеток, *пт* — прокамбиальный тяж, *х* — халаза, *ф* — фуникулус.

центров. В большей части клеток интегумента и халазы крахмал представлен единичными крахмальными зернами. Однако в клетках фуникулуса вокруг проводящего тяжа, в 3—5 слоях микропилярной области интегумента в его свободной части и в 2—4-слойной ткани халазы, образовавшейся в результате периклинальных делений клеток субэпидермы (рис. 5, *1*, *2*; рис. 7), насчитывается по 5—10 крахмальных зерен. В халазе выявляется большое число клеток, дающих положительную реакцию на декстрины, при этом чем дальше находятся клетки от зародышевого мешка, тем реакция слабее (рис. 7).

Археспориальная клетка, мегаспороцит, зародышевый мешок. В субэпидерме бугорка семяпочки на самых ранних стадиях развития выделяется одна клетка с более крупным ядром и большим содержанием крахмала. В ней обнаруживается около 40 крахмальных зерен, а в окружающих клетках их в 3—4 раза меньше (рис. 2, *1*). Крахмал сосредоточен преимущественно вокруг ядра. В процессе преобразования археспориальной клетки

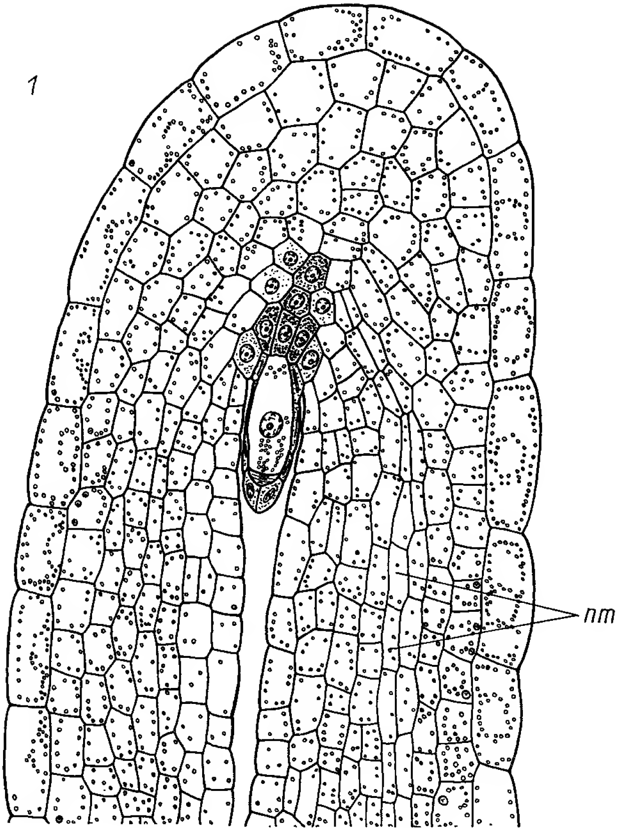


Рис. 4. Семяпочка с плацентой и плацентарным проводящим пучком на стадии 1-ядерного зародышевого мешка.

1 - халазальная часть семяпочки с зародышевым мешком; *2* микропилярная часть семяпочки.

в мегаспороцит число крахмальных зерен уменьшается до 10 - 15. Мегаспороцит удлиняется, и в его оболочке начинает откладываться каллоза (рис. 2, *2*, *3*).

С вступлением мегаспороцита в профазу I мейоза в нем возрастает количество крахмала почти в 2 раза (рис. 2, *4*; 3, *1*, *2*). В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор, в оболочках которых, за исключением халазальной стенки нижней мегаспоры, имеется каллоза. Функционирующей мегаспорой является халазальная, которая крупнее остальных мегаспор тетрады и имеет большее число крахмальных зерен (рис. 3, *4*). Перед делением крахмал локализован преимущественно в микропилярной части клетки (рис. 4, *1*), а после деления и образования 2- и 4-ядерного зародышевого мешка — по всей цитоплазме зародышевого мешка и больше всего на его полюсах (рис. 5, *1*).

В сформированном зародышевом мешке, когда одно полярное ядро находится еще вблизи яйцевого аппарата, а другое — вблизи антипод, крахмал выявляется в яйцеклетке (3—5 крахмальных зерен), антиподах (10—15) и крупной центральной клетке (60—80), причем в последней крахмальные зерна встречаются реже (рис. 6, *1*). Затем он обнаруживается в формирующихся синергидах (рис. 6, *2*). Крахмальные зерна в яйцеклетке крупнее почти в 2 раза, чем в синергидах и антиподах, но самые крупные, часть из которых с несколькими образовательными центрами, располагаются вокруг полярных ядер центральной клетки (рис. 6, *3*, *4*). Постепенно синергиды удлиняются, из них исчезает крахмал, но микропилярная часть, где формируется нитчатый аппарат,

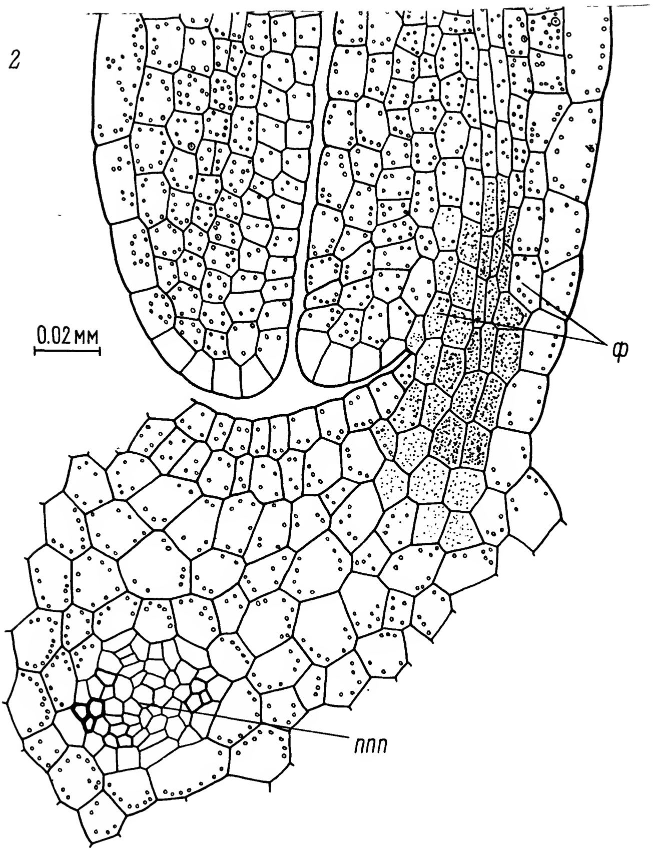


Рис. 4 (*продолжение*).

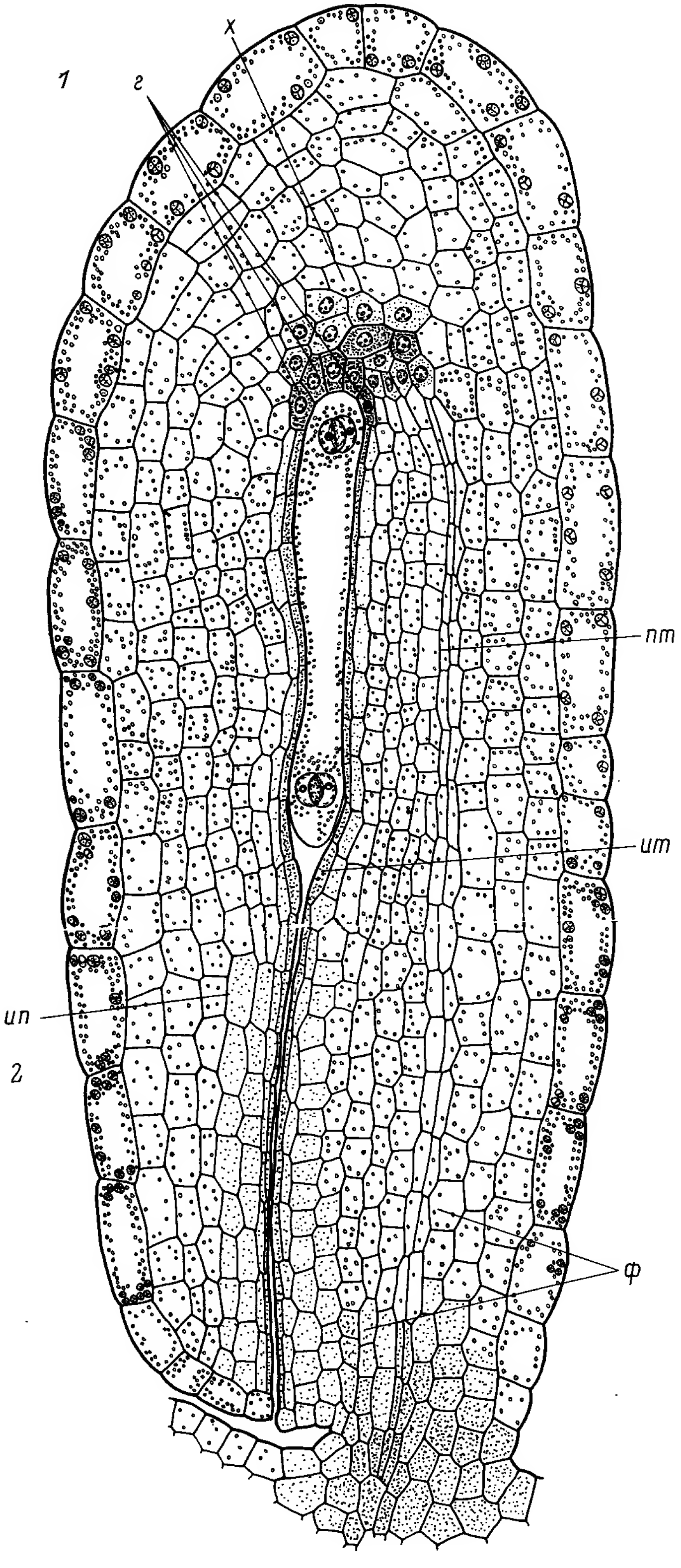
становится интенсивно ШИК-положительной. В антиподах во время ядерных и клеточных делений и образования сначала трех 1-ядерных, затем трех 2-ядерных, шести 2-ядерных и, наконец, шести клеток, каждая из которых с одним диплоидным ядром, происходит снижение количества крахмала (рис. 6, *5*). В зрелом зародышевом мешке крахмал имеется только в яйцеклетке и центральной клетке (рис. 7).

Динамика общих белков и РНК

Реакции на РНК и белки в завязи и семяпочке совпадают по интенсивности на различных стадиях развития. Исключение составляет археспориальная клетка, в которой РНК появляется раньше, чем белки.

В стенке завязи во время дифференциации бугорков семяпочек сильная реакция на белки выявляется в эпидерме, субэпидерме и 2—3 слоях глубжележащих клеток (рис. 8, *1*, *2*). В дальнейшем более интенсивно окрашиваются сами бугорки семяпочек (рис. 8, *3*, *4*).

В бугорке семяпочки белков много в цитоплазме клеток эпидермы, субэпидермы и 1—2 слоях под археспориальной клеткой, а впоследствии мегаспороцитом (рис. 8, *3*, *4*). С поворотом семяпочки и дифференциацией в ней структур высокий уровень содержания белков обнаруживается в цитоплазме клеток формирующихся интегумента и нуцеллуса, а также клеток халазы под мегаспороцитом (рис. 8, *5*). В дальнейшем реакция на белки слабеет в нуцеллусе,


1
г
х
пт
ит
ип
2
ф

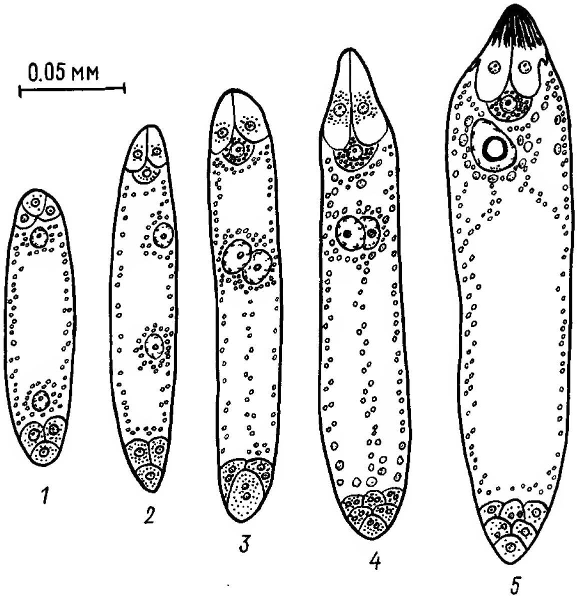


Рис. 6. Динамика содержания крахмала в клетках зародышевого мешка в период его созревания (темным показан нитчатый аппарат в синергидах).

1 сформированный зародышевый мешок; *2* зародышевый мешок с тремя 1-ядерными антиподами и полярными ядрами, смещающимися в среднюю часть центральной клетки; *3* зародышевый мешок с тремя 2-ядерными антиподами; *4* зародышевый мешок с шестью 2-ядерными антиподами; *5* — зародышевый мешок с шестью антиподами, в которых идет объединение ядер, полярные ядра уже объединились.

а зона активного синтеза белков ограничивается только интегументом и клетками халазы под формирующейся тетрадой мегаспор. Средний уровень содержания белков выявляется сначала в большей части клеток семяпочки (рис. 8, *6—8*), затем лишь в наружной эпидерме, некоторых клетках халазы и микропилярной части интегумента (рис. 8, *9*, *10*), а после стадии 4-ядерного зародышевого мешка — лишь в клетках, производных внутренней эпидермы, выстилающей микропиле и полость зародышевого мешка, и в слое клеток халазы под зародышевым мешком (рис. 8, *11а—13а*, *15а*, *18а*, *19а*).

В цитоплазме дифференцирующейся археспориальной клетки РНК и белки не обнаруживаются (рис. 8, *2*). В процессе ее развития, в формирующихся мегаспороците и тетраде мегаспор, появляется слабая реакция сначала на РНК, а затем на белки (рис. 8, *3—10*). Высокий уровень содержания белков характерен для цитоплазмы микропилярного полюса 2- и 4-ядерного зародышевого мешка (рис. 8, *12б*, *13б*). В сформированном зародышевом мешке цитоплазма клеток яйцевого аппарата и антипод характеризуются средним уровнем содержания белков. В центральной клетке белки выявляются лишь в ядрышках полярных ядер и вторичного ядра (рис. 8, *14*). Во время созревания зародышевого мешка интенсивная реакция на белки обнаруживается сначала в антиподах в момент ядерных и клеточных делений, а затем только в средней части синергид (рис. 8, *15б—18б*). В зрелом зародышевом мешке высокий уровень содержания белков характерен для средней части синергид и средний уровень для антипод (рис. 8, *19б*).

Рис. 5. Семяпочка на стадии 4-ядерного зародышевого мешка.

1 халазальная часть семяпочки; *2* — микропилярная часть семяпочки. *г* - гипостаза, *ип* — интегументальная паренхима, *ит* -- интегументальный тапетум.

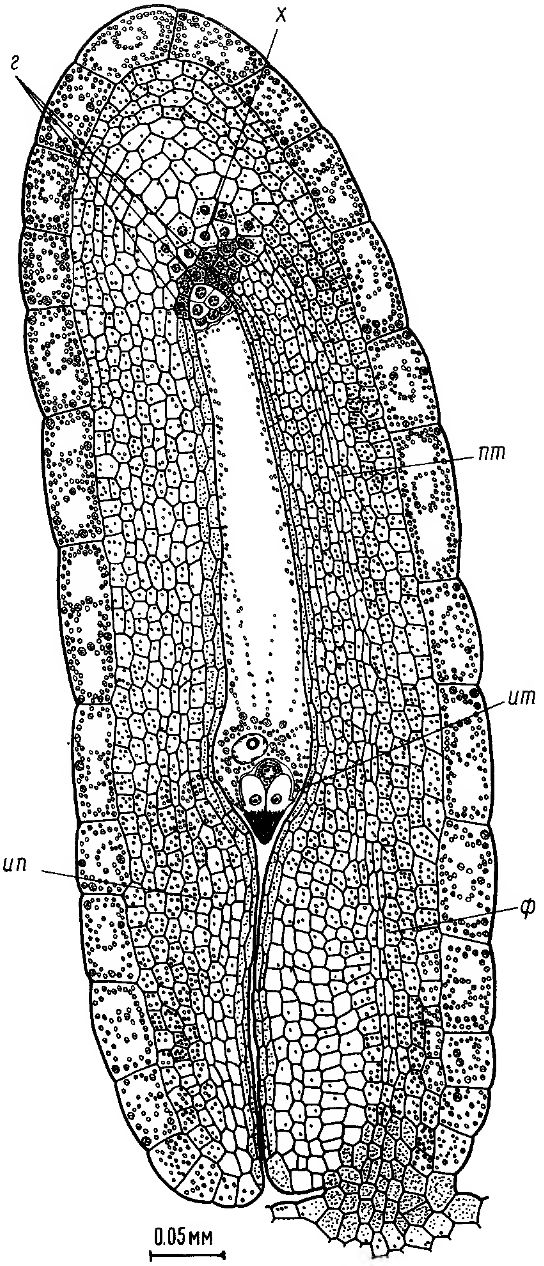


Рис. 7 Семяпочка на стадии зрелого зародышевого мешка и содержание полисахаридов в ее тканях.

Обозначения те же, что на рис. 2—4.

Обсуждение

Анализ литературных и собственных предварительных данных (Шамров, 1988) показал, что семяпочка у представителей сем. *Gentianaceae* тенуинуцеллятная, с одним интегументом и без интегументального тапетума. Проводящая система в ней не формируется или почти полностью редуцирована (Bouman, Schrier, 1979). Гипостаза была отмечена только у *Swertia longifolia* (Jacobson-Paley, 1920). Более детальное исследование, с использованием гистохимических методик, позволило нам в дальнейшем установить в семяпочке *Gentiana cruciata* интегументальный тапетум, гипостазу и прокамбиальный тяж в фуникулусе.

У *G. cruciata* после 4-ядерной стадии зародышевого мешка изодиаметрические клетки двух слоев ткани, производной внутренней эпидермы, становятся густоплазменными и удлиняются, но не в радиальном, а в тангенциальном направлении, и таким образом формируется интегументальный тапетум. Интегументальный тапетум подобного строения, формирующийся до оплодотворения, был описан у *Bellis perennis* (Engel, Petersen, 1977). Следует отметить, что у *Volutarella ramosa* (Deshpande, 1964) и *Helianthus annuus* (Newcomb, 1973b) с началом эмбриогенеза радиальное удлинение его клеток сменяется тангенциальным. Функции интегументального тапетума до сих пор обсуждаются в литературе. На основании динамики пластических веществ (сначала выявляются белки, затем крахмал, а после исчезновения последнего – декстрины) мы считаем, что у *G. cruciata* ему присущи следующие функции. Предположительно, что он участвует в секреции веществ белковой природы в ткань халазы (Цингер, 1958; Устинова, 1964; Newcomb, 1973a) и обеспечивает зародышевый мешок питательными веществами (Vazart B., Vazart J., 1965; Newcomb, 1973a; Bhat, Vijayaraghavan, 1980, и др.). Однако, по всей вероятности, интегументальный тапетум является полифункцио-

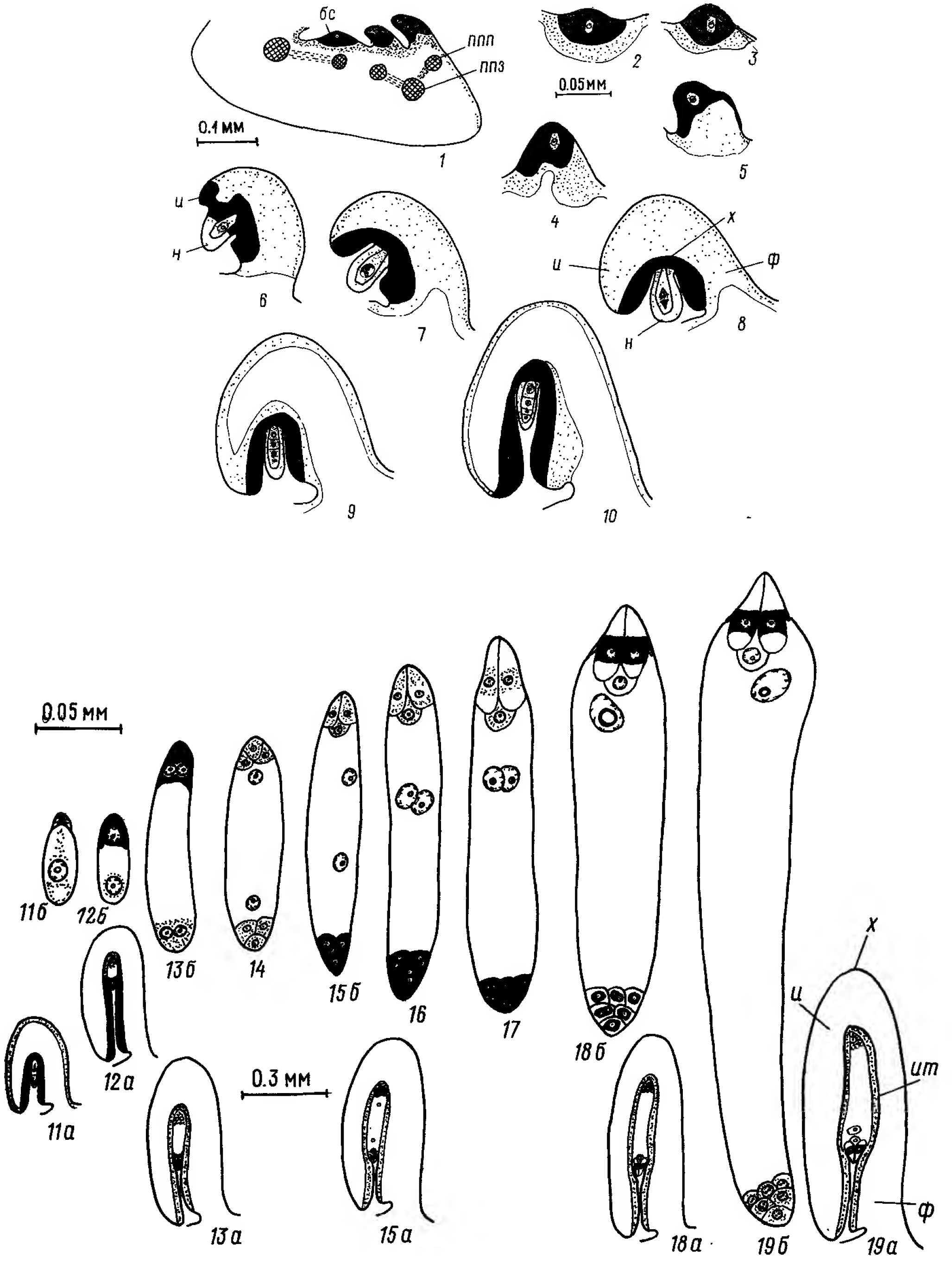


Рис. 8. Динамика общих белков в тканях семяпочки на различных стадиях развития (условно высокий уровень содержания белков показан черным, низкий — светлым, а средний — точками).

1 — часть стенки завязи с формирующимися бугорками семяпочек; *2, 3* — бугорок семяпочки с археспориальной клеткой; *4* — бугорок семяпочки с мегаспороцитом перед мейозом; *5* — дифференциация интегумента и нуцеллуса в семяпочке, мегаспороцит в профазе I мейоза; *6—10* — формирование структур семяпочки и тетрады мегаспор; *11а, б — 13а, б* — семяпочка на 1-, 2- и 4-ядерной стадии зародышевого мешка; *14* — сформированный зародышевый мешок; *15а, б — 18а, б* — семяпочка и зародышевый мешок во время созревания; *19а, б* — семяпочка и зрелый зародышевый мешок. Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

нальным структурным элементом семяпочки и его деятельность различна на разных стадиях развития. Подобное суждение высказывали ранее в литературе (Iyengar, 1947; Kapil, Tiwari, 1978; Плиско, Комар, 1980).

У *G. cruciata* гипостаза дифференцируется в виде диска под зародышевым мешком из клеток халазы на границе с нуцеллусом и интегументом. У большинства изученных цветковых растений клетки гипостазы, как правило, имеют утолщенные оболочки. У *G. cruciata* они тонкостенные. Однако в семяпочке перед оплодотворением оболочки клеток гипостазы, а также клеток интегументального тапетума на уровне полюсов зародышевого мешка являются более ШИК-положительными по сравнению с окружающими клетками. В клетках гипостазы крахмал не откладывается, а обнаруживается высокий уровень содержания декстринов, поступающих из пограничных клеток халазы и интегументального тапетума, и веществ белковой природы — из интегументального тапетума. Для гипостазы предполагают несколько функций. У *G. cruciata* она, вероятно, не служит барьером, ограничивающим рост зародышевого мешка (Van Tieghem, 1901; Venkateswarlu, Prakasa Rao, 1972). Гипостаза выполняет функции проведения питательных веществ в зародышевый мешок (Venkata Rao, 1953; Батыгина, 1974; Tilton, 1980) и обеспечения его в дальнейшем веществами углеводной и белковой природы (Цингер, 1958; Савченко, 1973, и др.). Однако гипостаза у цветковых растений, вероятно, представляет собой полифункциональный структурный элемент семяпочки, что выражается в смене функций в процессе ее развития в онто- и филогенезе.

Обычно развитие семяпочки описывают как непрерывный процесс без подразделения на периоды или фазы. Хотя условно, чтобы показать специфику строения семяпочки в отдельные моменты, выделяют стадии развития, соотнося их с археспориальной клеткой, мегаспороцитом, фазой зародышевого мешка. Е. Н. Герасимова-Навашина (1957) дополняет характеристику фаз развития семяпочки *Crepis tectorum* особенностями ее проводящей системы.

В настоящее время для оценки сопряженности морфогенетических и морфофизиологических процессов в эмбриогенезе используют понятия «критические периоды», «критические стадии» или «критические точки» (Батыгина, Васильева, 1983; Vasilyeva et al., 1987). На основании строения и динамики пластических веществ мы выделяем в развитии семяпочки *G. cruciata* 3 критические точки (стадии структурно-функциональной перестройки) и 3 периода. По мнению Ф. Уоринга и И. Филлипса (1984), «последовательные стадии развития можно рассматривать как процесс, при котором в различные критические точки времени и пространства происходит переключение на альтернативные пути. . . На определенных критических стадиях те или иные части организма становятся „детерминированными" в отношении их дальнейшей дифференцировки» (с. 475). Исходя из этого критические точки существуют, по-видимому, при переходе от периода к периоду и точки максимума одних структур являются точками минимума для других, формирующихся на основе первых. Первая критическая точка — дифференциация бугорка семяпочки и выделение в его субэпидерме археспориальной клетки, чему соответствует наличие в ней большого количества крахмала и отсутствие РНК и белков по сравнению с окружающими клетками. Первый период включает формирование бугорка семяпочки и развитие археспориальной клетки. Он характеризуется накоплением большого количества крахмала в стенке завязи и белков в плацентах, аккумуляцией крахмала главным образом в базальной, а белков — в апикальной частях бугорка семяпочки, уменьшением числа крахмальных зерен и появлением слабой реакции на РНК и белки в цитоплазме археспориальной клетки. Вторая критическая точка — преобразование археспориальной клетки в мегаспороцит и образование тяжа клеток под мегаспороцитом. При этом происходит увеличение интенсивности реакции на белки в цитоплазме мегаспороцита, начинает откладываться каллоза в его оболочке, появляется интенсивная реакция на декстрины в клетках тяжа под мегаспороцитом. При этом в клетках той части эпидермы бугорка семяпочки, где впоследствии дифференцируются интегумент и нуцеллус, не обнаруживается крахмал и выявляется высокий уровень содержания белков. Второй период охватывает формирование структур семяпочки (интегумента, нуцеллуса, халазы и фуникулуса) и тетрады мегаспор. Наблюдается почти полное исчезновение крахмала с наружной стороны стенки завязи и белков из плацент, аккумуляция крахмала почти во всех клетках семяпочки и больше всего в эпидерме и субэпидерме рафе и интегумента и выявление высокого уровня содержания белков лишь в клетках внутренней эпидермы и клетках, лежащих под тетрадой мегаспор. Третья критическая точка — преобразование халазальной мегаспоры тетрады в материнскую клетку зародышевого мешка, начало дегенерации нуцеллуса и дифференциация прокамбиального тяжа в фуникулусе семяпочки. При этом обнаруживается увеличение числа крахмальных зерен в материнской клетке зародышевого мешка и появляется высокий уровень декстринов в клетках базальной части фуникулуса и в нуцеллусе. Третий период характеризуется формированием структурных элементов семяпочки (прокамбиального тяжа в фуникулусе, гипостазы и интегументального тапетума) и развитием зародышевого мешка. В течение этого периода дегенерирует нуцеллус и увеличивается количество крахмала в стенке завязи со стороны формирующихся семяпочек, а также в эпидерме рафе и интегумента. В клетках интегументального тапетума исчезает крахмал, появляются декстрины и снижается реакция на белки. В клетках гипостазы обнаруживается реакция средней интенсивности на белки и высокой интенсивности — на декстрины. В зародышевом мешке обнаруживаются крахмал и белки, характер накопления которых меняется в процессе созревания.

Таким образом, в различные отрезки времени (выделенные нами периоды) семяпочка как система характеризуется определенными взаимосвязями, т. е. корреляциями между структурой и функцией отдельных ее тканей. Выявлены следующие корреляции: между развитием археспориальной клетки и наличием высокого уровня содержания декстринов в клетках тяжа, формирующегося в ее основании; между апикальной частью бугорка семяпочки, где в дальнейшем возникают интегумент и нуцеллус, и наличием в этой части высокого уровня содержания белков и отсутствием крахмала в первом периоде; между мегаспороцитом и прилегающей к нему терминальной клеткой тяжа — первой клеткой гипостазы, в которой обнаруживается высокий уровень содержания декстринов; между тетрадой мегаспор, началом дегенерации нуцеллуса, исчезновением из его клеток крахмала и появлением декстринов в нуцеллусе и в клетках халазы в его основании — следующих клетках формирующейся ткани гипостазы; между формированием основных структур семяпочки, накоплением в них крахмала и смещением области с высоким уровнем содержания белков во внутреннюю эпидерму — будущий интегументальный тапетум и клетки дифференцирующейся гипостазы во втором периоде; между формированием интегументального тапетума и формированием латеральных клеток гипостазы в его основании по мере исчезновения из клеток интегументального тапетума крахмала и появления в них декстринов и белков; между формированием структурных элементов (прокамбиального тяжа в фуникулусе, гипостазы и интегументального тапетума) и полной дегенерацией нуцеллуса, исчезновением крахмала из большей части интегумента и халазы и накоплением крахмала и белков в зародышевом мешке в третьем периоде.

Интегрирующей величиной существования семяпочки как системы является характер поступления в нее питательных веществ. На основании результатов исследования *G. cruciata* мы считаем возможным следующий транспорт метаболитов в семяпочку. В качестве показателя направления тока метаболитов использованы динамика пластических веществ и характер метаболизма в отдельных тканях семяпочки.

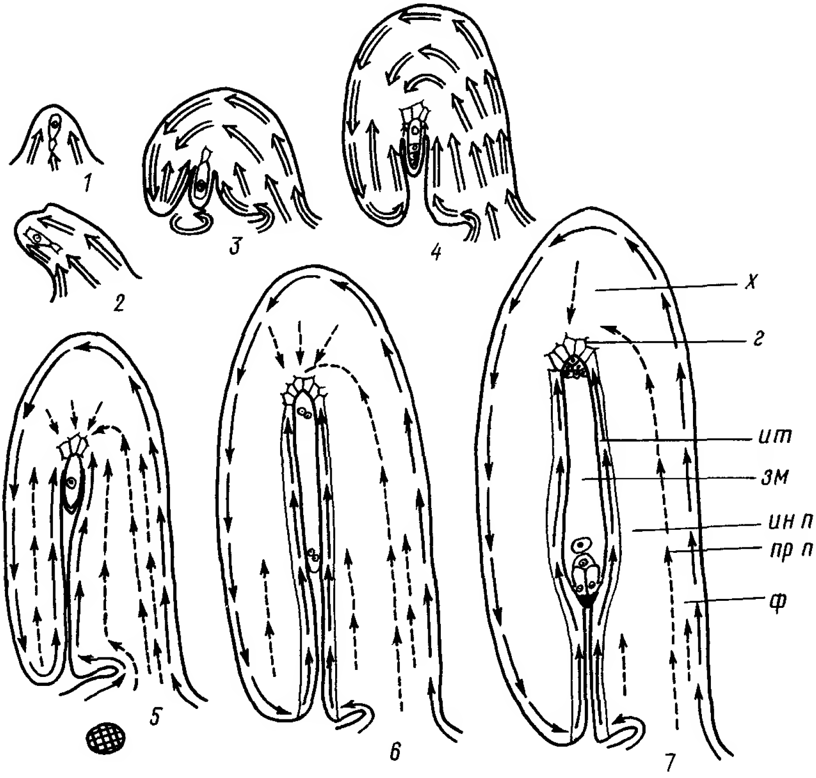


Рис. 9. Возможные пути поступления веществ в семяпочку на разных стадиях развития.

1 — бугорок семяпочки; *2*, *3* — семяпочка с дифференцирующимися интегументом и нуцеллусом на стадии мегаспороцита; *4* — семяпочка на стадии тетрады мегаспор; *5* — семяпочка на стадии 1-ядерного зародышевого мешка; *6* — семяпочка на стадии 4-ядерного зародышевого мешка; *7* — семяпочка на стадии зрелого зародышевого мешка. *Стрелка* — преимущественно N-метаболиты, *пунктирная стрелка* — преимущественно С-метаболиты, *двойная стрелка* — N- и С-метаболиты одновременно. Остальные обозначения те же, что на рис. 2—4.

Поступление веществ в семяпочку можно разделить на 2 следующих друг за другом процесса: 1) разгрузка ассимилятов из флоэмы плацентарных проводящих пучков и аккумуляция метаболитов в виде крахмальных зерен и белков в стенке завязи или только в плацентах; 2) ферментативное расщепление крахмала и белков до транспортных форм: крахмала до сахарозы и промежуточных продуктов гликолиза через декстрины или мальтосахариды, а белков до отдельных полипептидных цепочек и свободных аминокислот.

На ранних стадиях развития семяпочки вещества поступают, вероятно, преимущественно в ее соматические ткани (рис. 9, *1—4*). В течение первого периода метаболиты из плаценты входят в различные ткани бугорка семяпочки, при этом крахмал локализуется в основном в его базальной, а белки в апикальной части. По мере дифференциации основных структур семяпочки и с началом ее поворота крахмал аккумулируется главным образом в фуникулусе и халазе (кроме тяжа клеток под мегаспороцитом), а белки — в интегументе и нуцеллусе, там где происходят интенсивные деления. К стадии тетрады мегаспор, когда почти завершен поворот семяпочки в анатропное положение, интегумент в основном сформирован, а в нуцеллусе начинаются деструктивные процессы, крахмал появляется почти во всех клетках семяпочки, а белки — в наружной и внутренней эпидерме и в клетках халазы под тетрадой. Реакция на крахмал и белки в археспориальной клетке, мегаспороците и мегаспорах тетрады хотя в целом и усиливается, но остается менее интенсивной, чем в окружающих тканях.

С началом формирования тяжа прокамбиальных клеток в фуникулусе дальнейший рост семяпочки и увеличение ее размеров сопровождается увеличением числа слоев и клеток в них. Однако количество крахмала, за исключением наружной эпидермы и фуникулуса, уменьшается, а реакция на декстрины в клетках халазы под зародышевым мешком и в основании фуникулуса усиливается. Это свидетельствует, по-видимому, о том, что в транспорте веществ произошло перераспределение в направлении развивающегося зародышевого мешка по сравнению с соматическими тканями (рис. 9, *5—7*). В зародышевом мешке, особенно после 4-ядерной стадии, когда в семяпочке формируются интегументальный тапетум и гипостаза, происходит постепенное увеличение количества крахмала и белков. Нуцеллус разрушается. Крахмал полностью исчезает из интегументального тапетума, уменьшается до единичных крахмальных зерен в большей части интегументальной паренхимы и халазы, при этом уровень содержания декстринов в клетках гипостазы и прилегающих клетках халазы возрастает.

Можно предположить, что в семяпочке с развивающимся зародышевым мешком N-метаболиты поступают в него преимущественно по эпидерме, интегументальному тапетуму и гипостазе, а С-метаболиты — преимущественно по клеткам прокамбиального тяжа и гипостазе. Кроме того, в зародышевый мешок С-метаболиты поступают, вероятно, из халазы. В интегументе они, по-видимому, расходуются в процессе его роста и развития, а в фуникулусе накопленный крахмал используется только после оплодотворения.

В большинстве имеющихся работ транспорт веществ рассматривается на той стадии развития семяпочки, когда все ее структуры уже сформированы. При этом главным образом обсуждаются вопросы переноса метаболитов непосредственно из тканей семяпочки в зародышевый мешок. У *Petunia hybrida* (Van Went, 1970), *Quercus gambelii* (Mogensen, 1973) и *Agave parryi* (Tilton, Mogensen, 1979) предполагается базальный транспорт из халазы семяпочки через антиподы, у *Galanthus nivalis* (Чиампорова и др., 1988) — латеральный транспорт из внутреннего интегумента через центральную клетку, у *Epilobium hirsutum* (Гвилава, 1985) и *Chamerion angustifolium* (Гвилава, 1986) — апикальный транспорт через синергиды. У некоторых растений обнаружено сочетание различных типов транспорта — базального и апикального: у *Gossypium hirsutum* (Jensen, 1965), *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968), *Zea mays* (Diboll, 1968), *Helianthus annuus* (Newcomb, Steeves, 1971; Newcomb, 1973a), *Linaria bipartita* (Kallarackal, Bhatnagar, 1981) и, возможно, у *Vanilla planifolia* (Zhang Zhen-jue, Zheng Guo-ji, 1988); базального и латерального: у *Jasione montana* (Berger, Erdelská, 1973; Erdelská, 1975) и *Bellis perennis* (Engell, Petersen, 1977).

Наши данные по поступлению веществ в семяпочку *G. cruciata*, полученные на светооптическом уровне с применением гистохимических методик, в целом совпадают с результатами электронно-микроскопического изучения семяпочки *Spinacia oleracea* (Wilms, 1980), хотя семяпочки различаются типом нуцеллуса (тенуинуцеллятная у *G. cruciata* и крассинуцеллятная у *S. oleracea*). H. Wilms (1980) исследовал вопросы транспорта метаболитов в семяпочке, начиная с начальных стадий формирования в ней зародышевого мешка. Он считает, что вещества из халазы поступают в интегумент и нуцеллус, при этом только из халазальной части нуцеллуса метаболиты входят в зародышевый мешок. Как и Wilms, мы склонны предположить поступление веществ в семяпочку *G. cruciata* через антиподы.

В заключение следует отметить, что решение вопросов транспорта веществ в семяпочку и поступления метаболитов в зародышевый мешок все еще остается в форме предположения. Для получения ответов на них требуется комплексное исследование с использованием электронной гистохимии, авторадиографии, флуорохромов, с учетом динамики сопряженного роста и развития всех структур и тканей семяпочки.

Автор благодарит Т. Б. Батыгину за постоянное внимание к исследованиям и З. И. Никитичеву за консультативную помощь при обсуждении полученных данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Батыгина Т. Б.* Завязь и семяпочка — сложная интегрированная система (сопряженность развития структур и некоторые аспекты транспорта веществ в генеративных структурах) // Материалы Всесоюз. симпоз. «Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений». Телави, 1984. С. 6—8. — *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.* Целесообразность системного подхода к проблеме дифференциации зародыша покрытосеменных растений // Онтогенез. 1983. Т. 14, № 3. С. 304—311. — *Гвилава М. Н.* Субмикроскопическая характеристика зрелого зародышевого мешка *Epilobium hirsutum* // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1985. Т. 11, № 3. С. 168—172. — *Гвилава М. Н.* Ультраструктура зародышевого мешка *Chamerion angustifolium* (L.) Holub (*Onagraceae*) до оплодотворения // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 43, № 4. С. 48—50. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Оплодотворение как онтогенетический процесс // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 11. С. 1654—1673. — *Дженсен У. А.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с. — *Иванов В. Б., Литинская Т. К.* Одновременная окраска белков и углеводов проционовыми красителями // Цитология. 1967. Т. 9, № 9. С. 112—116. — *Никитичева З. И.* О взаимосвязях в развитии эндосперма и тканей семязачатка у видов семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 11. С. 1567—1580. — *Плиско М. А.* Ультраструктура интегумента у *Calendula officinalis* L. в ранний период эмбриогенеза // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 2. С. 246—251. — *Плиско М. А., Комар Г. А.* Структуры семяпочки покрытосеменных // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия, 1980. С. 431—452. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочек покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 110 с. — *Уоринг Ф., Филлипс И.* Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 512 с. — *Устинова Е. А.* Изменчивость женского гаметофита у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 4. С. 111—117. — *Цингер Н. В.* Семя, его развитие и физиологические свойства. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 285 с. — *Цингер Н. В., Поддубная-Арнольди В. А.* Применение гистохимической методики к изучению эмбриональных процессов у орхидей // Тр. ГБС АН СССР. 1959. Т. 6. С. 90—169. — *Чиампорова М., Ахалкаци М. Ш., Гваладзе Г. Е.* Ультраструктура стерильных тканей семяпочки *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1722—1730. — *Шамров И. И.* Развитие семяпочки и особенности строения зародышевого мешка у представителей семейства *Gentianaceae* // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 213—222. — *Batygina T. B., Vasilyeva V. E.* Experimental study of embryo differentiation in Angiosperms // Acta Soc. Bot. Pol. 1981. Vol. 50, N 1—2. P. 257—263. — *Berger C., Erdelská O.* Ultrastructural aspects of the embryo sac of *Jasione montana* L.: Cell walls // Caryologia. 1973. Vol. 25 (Suppl.). P. 109—120. — *Bhat U., Vijayaraghavan M. R.* Distribution of insoluble polysaccharides in *Linum usitatissimum* — zygote to seedling // Cytologia. 1980. Vol. 45, N 1—2. P. 65—75. — *Bouman F., Schrier S.* Ovule ontogeny and seed coat development in *Gentiana* with a discussion on the evolutionary origin of the single integument // Acta Bot. Neerl. 1979. Vol. 28, N 6. P. 467—478. — *Deshpande M. R.* A contribution to the life history of *Volutarella ramosa* Roxb. (=*Volutarella divaricata* Hook. f. et Benth.) // J. Indian Bot. Soc. 1964. Vol. 43, N 1. P. 141—148. — *Diboll A. G.* Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55, N 7. P. 797—806. — *Engell K., Petersen G. B.* Integumentary and endothelial cells of *Bellis perennis*. Morphology and histochemistry in relation to the developing embryo sac // Bot. Tidskrift. 1977. Bd 71, Hf 3—4. S. 237—244. — *Erdelská O.* Pre-fertilization development of ovule of *Jasione montana* L. // Phytomorphology. 1975. Vol. 25, N 1. P. 76—81. — *Iyengar C. V. K.* Development of seed and its nutritional mechanism in *Scrophulariaceae* // J. Mysore Univ. N. S. 1947. N 2. P. 82—98. — *Jacobson-Paley R.* Etude sur la pollinisation et l'embryologie du *Swertia longifolia* Boiss. // Bull. Soc. Bot. Genève. Sér. 2. 1920. T. 12, N 2. P. 65—86. — *Jensen W. A.* The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52, N 3. P. 238—256. — *Kallarackal J., Bhatnagar S. P.* Cytochemical studies on the integument and integumentary tapetum in *Linaria bipartita* (Vent.) Willd. // Caryologia. 1981. Vol. 34, N 4. P. 447—455. — *Kapil R. N., Tiwari S. C.* The integumentary tapetum // Bot. Rev. 1978. Vol. 44, N 4. P. 457—490. — *Manners D. J.* The structure and metabolism of starch // Essayes Biochem. 1974. Vol. 10, N 1. P. 37—71. — *Mogensen H. L.* Some histological, ultrastructural and nutritional aspects of the ovule of *Quercus gambelii* // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60, N 1. P. 48—54. — *Newcomb W.* The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // Canad. J. Bot. 1973a. Vol. 51, N 5. P. 863—878. — *Newcomb W.* The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization // Canad. J. Bot. 1973b. Vol. 51, N 5. P. 879—890. — *Newcomb W., Steeves T. A. Helianthus annuus* embryogenesis: embryo sac wall projections before and after fertilization // Bot. Gaz. 1971. Vol. 132, N 4. P. 367—371. — *Schulz S. R., Jensen W. A. Capsella* embryogenesis. The synergids before and after fertilization // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55, N 5. P. 541—552. — *Tilton V. R.* Hypostase development in *Ornithogalum caudatum (Liliaceae)* and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperms ovules // Canad. J. Bot. 1980. Vol. 58, N 19. P. 2059—2066. — *Tilton V. R., Mogensen H. L.* Ultrastructural aspects of the ovule of *Agave parryi* before fertilization // Phytomorphology. 1979. Vol. 29, N 3—4. P. 338—350. — *Van Tieghem Ph.* L'hypostase, sa structure et son rôle

constants, sa position et sa forme variables // Bul. Mus. Hist. Nat. 1901. T. 7, N 8. P. 412—418. — *Van Went J. L.* The ultrastructure of the synergids of *Petunia* // Acta Bot. Neerl. 1970. Vol. 19, N 2. P. 121—132. — *Vazart B., Vazart J.* Infrastructure de l'ovule du Lin, *Linum usitatissimum* L. I. L'assise jaquette ou endothelium // C. R. Acad. Sci. Paris, 1965. T. 261, N 11. P. 2927—2930. — *Vasilyeva V. E., Batygina T. B., Titova G. E.* Morpho-physiological correlations in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Phytomorphology. 1987. Vol. 37, N 4. P. 349—357. — *Venkata Rao C.* Contributions to the embryology of *Sterculiaceae*. V // J. Indian Bot. Soc. 1953. Vol. 32, N 4. P. 208—238. — *Venkateswarlu J., Prakasa Rao S.* Embryological studies in some *Combretaceae* // Bot. Notis. 1972. Vol. 125, N 2. P. 161—179. — *Wilms H. J.* Development and composition of the spinach ovule // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29, N 4. P. 243—260. — *Zhang Zhen-jue, Zheng Guo-ji.* Translocation of uranin within the living ovules of *Vanilla* // Acta Bot. Sin. 1988. Vol. 30, N 5. P. 490—493.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 V 1989.

SUMMARY

The accumulation of unsoluble polysaccharides, proteins and RNA in the *Gentiana cruciata* ovule correlates with the certain periods and critical moments in the ovule development and with functioning of its structural elements. There is inverse relation between starch and protein accumulation in cells of different tissues during the period of intensive cell divisions and differentiation of the ovule structures. The possible pathways of nutrients from placenta to the ovule are discussed. The nutrients are transported from cell to cell along all layers of the ovule tissues. They are taken up mainly by somatic tissues during the periods of the ovule initiation, the differentiation of its main structures, the archesporial cell initiation, the megasporocyte and megaspore tetrad formation. Then the procambial strand forms, the integumentary tapetum and hypostasis are formed, which results in redistribution of nutrients in the direction of the developing embryo sac.

УДК 581.524.44

© 1990

В. С. Ипатов

ОТРАЖЕНИЕ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В СИНТАКСОНОМИЧЕСКИХ ЕДИНИЦАХ

V. S. IPATOV. THE EXPRESSION OF VEGETATIONAL COVER DYNAMICS IN SYNTAXONOMIC UNITS

Рассмотрены автогенные сукцессии, построена система динамических рядов, объединенных экотопическим климаксом. На этой основе организована система иерархических классификационных единиц.

Идея выделения «динамических» классификационных единиц, построения динамических классификаций не нова. Изменение во времени растительного покрова отмечали и описывали геоботаники с самого начала становления этой науки. По мере осознания закономерностей в этих процессах или в силу требований практики исследований эта идея реализовывалась в той или иной форме. В качестве примера сошлюсь лишь на некоторых авторов. По-видимому, одним из первых попытался принять во внимание динамику растительного покрова при классификации G. Cowles (1901, по Александровой, 1969). Обоснованное им понятие климакса реализовал в своей системе классификации F. Clements (1916). С. Я. Соколов (1929) предложил объединять типы леса, сменяющие друг друга в результате смены пород, в динамические ряды, которые можно рассматривать как классификационные единицы. Б. П. Колесников (1956), развивая идеи С. Я. Соколова и Б. А. Ивашкевича (1933) о динамике лесов, обосновал понятие типа леса как динамической единицы, включающей в себя разные стадии развития леса, объединенные коренным сообществом. А. Х. Каяндер, понимая тип леса в меньшем объеме, обращал внимание, что «одно и то же насаждение во время своего индивидуального развития может представлять совершенно различные сообщества» (1933 : 26), т. е. тип леса включает в себя динамику. Позднее В. Н. Сукачев (1957) предложил включать в один тип леса разные ассоциации, представляющие собой разные возрастные стадии развития сообщества. Такой подход к типу леса был обсужден В. С. Ипатовым (1962). На необходимость объединять сообщества в ряды трансформации указывал В. Б. Сочава (1962, 1968). Такая необходимость возникает и в известной мере реализуется при картографировании растительности (Грибова, Исаченко, 1972). Таким образом, вполне осознана необходимость и целесообразность выделения классификационных единиц, отражающих динамику растительных сообществ. Практически же в классификационных единицах, как правило, этот принцип не используется (за исключением типа леса в школе Колесникова).

Непременным этапом любого геоботанического исследования является упорядочение описаний участков растительного покрова, выражающееся в объединении описаний в первичные синтаксоны. Такими единицами обычно является ассоциация или, при изучении лесов, тип насаждения, тип леса. Объем ассоциации у разных авторов часто неодинаков, и нередко различие объемов очень велико. При сходном материале число ассоциаций иногда может различаться на порядок. Например, В. И. Василевич (1983б) описания ельников Псковской и Ленинградской областей объединил в 4 ассоциации, а А. А. Ниценко (1960) в Ленинградской обл. выделил 34 ассоциации ельников.

При всем разнообразии подходов в основу объединения описаний в ассоциацию кладется общий принцип: сходство описаний по составу доминант, экологических групп видов, групп сопряженных видов, сходство строения. Набор признаков у разных авторов варьирует. Объем ассоциации определяется набором признаков, по которым устанавливается сходство, и принятыми их пороговыми значениями. Несомненно, играет роль и размер описываемых пробных площадей — чем они меньше, тем более разнообразным оказывается классифицируемый массив описаний, что может привести к большему числу ассоциаций.

Очевидно, что ассоциации и малого, и большого объемов могут быть использованы для объективной характеристики растительного покрова. Насколько же удовлетворительно они исполняют свою роль, зависит от требуемого уровня обобщения и цели, с которой проводится анализ материала. Конечно, коллективное пользование одной и той же единицей при формировании ее в разных объемах вызывает неудобство при сопоставлении материалов разных авторов, но это неудобство иногда преодолимо. При большом числе ассоциаций малого объема часто в качестве основной единицы принимают группу ассоциаций — эквивалент ассоциации большого объема. В сущности так поступал и Ниценко в своих классификационных построениях, в том числе и в упомянутой выше работе.

Мне представляется, что главный недостаток ассоциации как основной единицы — ее статичность. Геоботаник классифицирует описания участков растительного покрова, представляющие их «моментальные снимки». Описания же делаются в разное время вегетационного периода, в разные годы. Общеизвестно, что растительность одного и того же участка может существенно различаться в зависимости от сезонного ее развития, от погодных условий разных лет. Разногодичные флуктуации носят циклический характер, так что описания, сделанные в одном и том же месте, могут быть и разными, и сходными. При нарушениях растительного покрова и последующей демутации в разных стадиях ее растительность также существенно различается. Различия, о которых я здесь говорю, как правило, столь велики, что описания разных временных состояний часто должны быть отнесены к разным ассоциациям. Разумеется, при большом объеме ассоциации, особенно если она выделена по флористическим критериям (видовой состав более стабилен, чем обилие видов), в одной ассоциации могут оказаться разные временные состояния одинаковых сообществ. Это же может наблюдаться и в единицах более высокого ранга. Например, в одну формацию включаются все сосняки. Тем не менее динамика растительного покрова и в этих случаях не отражается в классификационных единицах, так как сюда оказываются включенными растительные сообщества, развивающиеся в разных местообитаниях и имеющие иную динамику.

Таким образом, ни основная единица — ассоциация, ни единицы более высокого ранга не включают в себя указаний на прошлое и будущее характеризуемых участков растительного покрова, не отражают динамики, не имеют в этом отношении прогностической ценности. Конечно, ассоциации малого объема, не охватывающие разные фазы развития сообществ, могут быть использованы как элементарные единицы в динамических построениях. Тип леса, по Колесникову, объединяющий все временные состояния лесного сообщества в сходных местообитаниях, — несомненно единица динамическая. Он включает в себя типы насаждений (эквиваленты ассоциаций), объединяющие сходные сообщества с одним и тем же эдификатором. Динамика же типа насаждения не раскрывается. В частности, ряды восстановления при нарушениях и разногодичные флуктуации в нем не находят своего отражения.

Далее я попытаюсь подойти к классификационным единицам, отражающим автогенез растительного покрова как результат эндоэкогенетических процессов. При этом мной принято во внимание, что автогенез в «чистом» виде даже при стабильном экотопе не происходит. Он реализуется через флуктуации как экзогенные (по причине варьирования погоды в разные годы), так и биотические, связанные с ритмом развития растений, жизненными циклами растений.

В геоботанике накоплен обширный материал, свидетельствующий о том, что при относительно неизменном экотопе[1] в сходных условиях в конечном счете формируется сходная растительность. Этот факт нашел свое отражение в понятиях коренного типа леса, коренной ассоциации как наиболее полно соответствующих условиям местообитания и «завершающих» развитие после нарушений, а в общем виде — в понятии климакса, обоснованном Cowles и развитым Clements. Многое в учении последнего оказалось отвергнутым, но, главное, представление о климаксе как результате последовательных изменений растительности под влиянием самой растительности признается, видимо, большинством геоботаников. Вместе с тем следует отметить, что, зная о механизмах направленных изменений в некоторых частных случаях (в основном в динамике лесов), убедительного и исчерпывающего обоснования этих процессов мы не имеем. По-видимому, в отношении отдельных особей сукцессии представляют собой случайный процесс, в котором на поведение растений, составляющих растительный покров, накладываются ограничения. Система ограничений и определяет направленность и сходимость сукцессий к климаксу. Этими ограничениями является небольшое число фундаментальных свойств растений. Прежде всего экологическая специфичность видов: каждый вид занимает в пространстве экологических факторов свое особое, отличное от других положение и оптимальные для развития разных видов условия среды неодинаковы. По этой причине в определенном экотопе в результате экотопического отбора может произрастать ограниченный набор видов. Виды относительно специфичны и в трансформации своей среды обитания. Наряду со сходным интегральным воздействием на среду — продуцирование органического вещества как источника гумуса и материала для подстилки, создание в толще растительного покрова гидротермического режима, отличного от открытого места, — виды различаются качеством (состав и строение органического материала и т. п.) и количеством (силой) воздействия. Последнее зависит от размеров растений, плотности популяций и т. п. По эдификаторной мощи виды любой территории могут быть ранжированы, а по числу видов, относимых к каждому рангу, они, видимо, образуют пирамиду, на вершине которой находится ограниченное число наиболее сильных эдификаторов. Эдификаторы трансформируют среду не только специфично, но и благоприятно для себя, создавая комфортные условия (Ипатов, Кирикова, 1989), что создает для них относительную независимость и обеспечивает устойчивость. В пределах сообщества может существовать иерархия эдификаторов. Разумеется, могут существовать виды, близкие по экологическим оптимумам, — «экологические дубли» (Василевич, 1983а) и сходные по трансформации среды, что приводит к существованию соэдификаторов, так сказать, коллективных эдификаторов. С другой стороны, разнообразие соэдификаторов ограничивает конкуренция,[2] приводящая к дифференциации особей на господствующие и угнетенные и элиминации последних. Естественно, что особи видов с меньшей конкурентной силой должны элиминироваться в первую очередь, а у видов с пересекающимися амплитудами конкурентной силы устанавливается определенное соотношение числа особей. Конкурентная сила может зависеть и от размеров особи, в связи с этим я и говорю об амплитуде конкурентной силы.

---

[1] Под экотопом я понимаю совокупность элементов абиотической среды, не измененной данным сообществом: климат в его конкретных проявлениях (количество осадков, солнечной радиации и т. д.), рельеф, грунтовые воды, механический состав почв, почвообразующая порода и т. п. Под биотопом — совокупность экологических факторов и элементов абиотической среды, трансформированных данным сообществом. Говоря об относительности постоянства экотопа, я имею в виду тот факт, что некоторые составляющие экотопа (количество осадков, солнечная радиация и т. п.) колеблются год от года, но эти колебания имеют флуктуационный характер, и в этом смысле экотоп в течение длительного времени может считаться постоянным.

Преобразованная среда – биотоп отбирает из ограниченного (в результате экотопического отбора) числа видов наиболее приспособленные. Таким образом, в пределах определенного экотопа формируется последовательность детерминированного набора видов в определенном соотношении, а в сходных экотопах в силу одинаковой детерминированности — сходная климаксовая растительность.

Высказанные соображения объясняют формирование климакса при условии, что после деструкции растительного покрова среди зачатков, попавших на освободившуюся территорию, имеется совокупность видов, образующих климакс. В этом случае сукцессия определяется развитием соэдификаторов. Существенную роль в механизмах сукцессий может играть ингибирование (Райс, 1978). В действительности же в одинаковых экотопах могут образовываться разные сообщества. Например, в одинаковых условиях на залеже первого—второго года может быть обильной полевица или пивяник, или пырей и т. п. Еловая вырубка может при одном и том же экотопе зарастать березой, осиной или сосной. Подобные различия вызываются разной интенсивностью плодоношения видов, конкретным окружением - близостью источников обсеменения, банком зачатков в почве, погодными условиями, дающими преимущество тому или иному виду в прорастании и укоренении. При таких обстоятельствах экотопом детерминировано существование не одинаковых сообществ, а определенного набора сообществ. Концепция же климакса предполагает сходимость сукцессионных рядов к климаксу, несмотря на исходное различие сообществ. На первый взгляд, возникает противоречие: если в сходных экотопах появились в большом обилии разные доминирующие виды и они специфично, по-разному трансформируют среду, т. е. формируют неодинаковые биотопы, то, казалось бы, последующий отбор видов должен препятствовать конвергенции рядов. Дело, видимо, в соотношении общего и специфичного в воздействии разных видов на среду предшествующих стадий развития и экологической специфичности (отношении к среде) видов последующих стадий. Виды последующих стадий требуют для своего произрастания на первых этапах развития подготовленной предшествующими видами среды. Но при этом требования относятся прежде всего к тем свойствам среды, которые изменяются разными видами одинаково (влажность воздуха, верхнего слоя почвы, наличие органики и т. п.). Различия в трансформации среды вполне укладываются в экологическую амплитуду сменяющих видов. Естественно, что иерархия в эдификаторной и конкурентной силе приводит к последовательной смене видов. Конечно, не существует абсолютно детерминированной последовательности состояний в сходящихся сукцессионных рядах. Ряды могут быть разной длины и последовательности в зависимости от времени и очередности поступления зачатков. Например, при восстановлении еловых лесов очень редко имеется стадия сероольшаников. Но все же серая ольха может опередить, скажем, березу, и развитие ели под пологом серой ольхи затягивается по непонятной пока причине на длительный срок (Дегтева, Ипатов, 1987). С другой стороны, отдельные этапы развития могут выпадать из-за опережения поступления зачатков эдификатора, занимающего верхний этаж иерархической пирамиды.

---

[2] Конкуренцию я понимаю нетривиально, в узком смысле, как распределение вещества и энергии из общего источника одновременно и непропорционально потребностям (Ипатов, 1970).

Итак, для всех и каждого экотопа в принципе можно сконструировать единую абстрактную систему динамических рядов, объединенных климаксом. Для этого используем ряд терминов и понятий.

Состояние — то, что представляет собой участок растительного покрова в момент описания. Состояние характеризуется описанием по избранным признакам.

Стадия — совокупность сходных в основных существенных чертах состояний в ряду изменений. К одной стадии относятся состояния, сходные по составу и соотношению основных видов, по возрастной стадии развития эдификаторов, их жизненности, по сложению в пространстве. Априорно перечень признаков и их выраженность установить нельзя. Это можно сделать только после изучения конкретных объектов. Стадии могут быть сезонными, флуктуационными, «возрастными» (в связи с развитием эдификатора) и т. п. К сожалению, не разработана проблема квантованности и непрерывности сукцессионных процессов. Если бы имели место одновременно квантованность и непрерывность растительного покрова во времени, т. е. ряд последовательных состояний состоял из устойчивых фаз, объединенных быстро сменяющимися состояниями (отражающими непрерывность) то, такого рода устойчивые состояния и образовывали бы стадии.

Деструкция — разрушение растительного покрова, его полное или частичное уничтожение. В результате деструкции нарушается равновесие между растительностью и средой, пространство оказывается частично или целиком не заполненным растениями.

Релаксация — стадия заполнения пространства после деструкции. Заполнение может происходить за счет увеличения в размерах оставшихся сохранными растений (например, восстановление сомкнутости древостоя после частичного удаления деревьев) либо за счет появления и разрастания новых популяций (например, после уничтожения огнем напочвенного покрова в лесу).

Экотопический климакс может рассматриваться как совокупность состояний, в которых реализованы все возможности флоры данного региона в данном экотопе при условии относительной стабильности последнего. С другой стороны, это состояния максимального соответствия растительности со средой. Наконец, он является заключительной стадией развития в данном экотопе. Экотопический климакс нестатичен в силу сезонных, флуктуационных изменений и изменений в связи со сменой поколений соэдификаторов, с их возрастным развитием. По этой причине его можно рассматривать как совокупность соответствующих стадий, как климаксовый цикл. Далеко не на каждом участке может сформироваться климакс из-за периодических деструкций. Однако необходимо иметь в виду, что некоторые факторы деструкции, возможно, следует рассматривать как компонент экотопа. Видимо, таковыми являются периодические пожары, например в сосновых лесах, в чапаррали и т. п., доминирующие виды которых приспособлены к пожарам. В подобных случаях изменения растительного покрова логично относить к климаксовым циклам. Деструкции могут иметь постоянный характер, например сенокошение на лугах, постоянное стравливание травостоя животными. В этом случае развитие задерживается на срок действия постоянных деструкций, и такое относительно стабильное состояние можно назвать деструкционным субклимаксом. С. М. Разумовский (1981) такие состояния назвал рецидивным субклимаксом.

Демутационные ряды используются в обычном для геоботаники смысле. Они объединяют последовательные стадии восстановления растительного покрова после деструкции от стадии релаксации до климакса. Среди демутационных рядов можно различать нормальные демутационные ряды и аберрационно-демутационные ряды. В нормальном демутационном ряду на всех стадиях плотность ярусов предельно возможная для данного экотопа, т. е. полностью реализуются возможности экотопа. Отмечу, что при «перезагущении» механизм конкуренции приводит к элиминации угнетенных особей, благодаря чему поддерживается ценотически оптимальная густота. В лесоводстве для таких состояний древостоя используется понятие «нормальное насаждение». В аберрационном ряду восстановление идет при изреженном против нормы растительном покрове, прежде всего эдификаторном ярусе. Аберрации могут возникать в результате недостаточного поступления зачатков или как результат деструкции на любой стадии демутационного ряда, или в климаксовых циклах. Четкие примеры аберрационных рядов нам поставляют лесные сообщества, когда развитие идет при изреженном древостое, чем определяется отличный от нормального и напочвенный покров. Аберрационный ряд может переходить в нормальный демутационный, благодаря, в частности, тому, что при изначально изреженном против нормы древостое конкуренция менее напряженна, элиминируется меньшее число особей, чем в плотных древостоях, и при увеличении размеров деревьев плотность в конце концов оказывается соответствующей норме. Известно также, что при умеренно-выборочных рубках сомкнутость древостоев восстанавливается. Для демутационных рядов характерна преемственность флористических и ценоэлементов от предшествующих деструкции состояний. По этому признаку сукцессии на залежах,по крайней мере первые их стадии,к демутационным рядам относить не следует. Они принадлежат к инициальным рядам. Эти ряды не имеют «наследства» от предыдущих состояний, собственно, и предыдущих состояний они не имеют. Формирование идет на оголенных территориях. Они же имеют место при создании лесных культур. Аналогично демутационным рядам они могут быть нормальными и аберрационно-инициальными. Инициальный ряд на определенных этапах переходит в демутационный. Видимо, этот переход наблюдается при утрате видов, свойственных открытому грунту.

В тех случаях, когда развитие идет при регулярных, постоянных деструкциях (например, при сенокошении, выпасе скота, при каких-либо видах ухода за ценозами и т. п.), формируются деструкционные ряды. Они могут быть как демутационными, так и инициальными и конвергируют к деструкционному субклимаксу. При снятии деструкционного пресса сукцессии дойдут до экотопического климакса.

Все указанные динамические ряды подвержены разногодичным изменениям (флуктуациям) и сезонной изменчивости. Соответственно могут выделяться флуктуационные и сезонные стадии. Последовательность изменения растительного покрова в динамических рядах включает в себя смену эдификаторов (соэдификаторов). В связи с этим возникает необходимость ввести еще одно понятие — биотопический климакс. Биотопический климакс представляет собой состояния растительного покрова с полным развитием эдификатора (соэдификаторов), когда полностью реализованы его возможности в трансформации среды и развития подчиненной ему совокупности видов-ассектаторов. Естественно, что экотопический климакс является и биотопическим климаксом.

На рис. 1 представлена общая схема динамических рядов. Она упрощена, так как на ней не отражены сезонные и флуктуационные циклы. Разумеется, динамические ряды реализуются через сезонную изменчивость и флуктуации, представляющие собой непрерывную цепь изменений. На схеме не отражен тот факт, что экотопический климакс представляет собой цикл изменений. Наконец, в правой и нижней частях показаны не все возможные динамические ряды. В результате деструкции на любом этапе развития, наличия или отсутствия источников обсеменения теми или иными видами и т. п. возможна дивергенция рядов с последующей в конечном счете конвергенцией. Система динамических рядов по существу является сетью.

Намеченная выше система динамических рядов может служить базой для динамической классификации фитоценозов. Иерархия предлагаемых классифи-

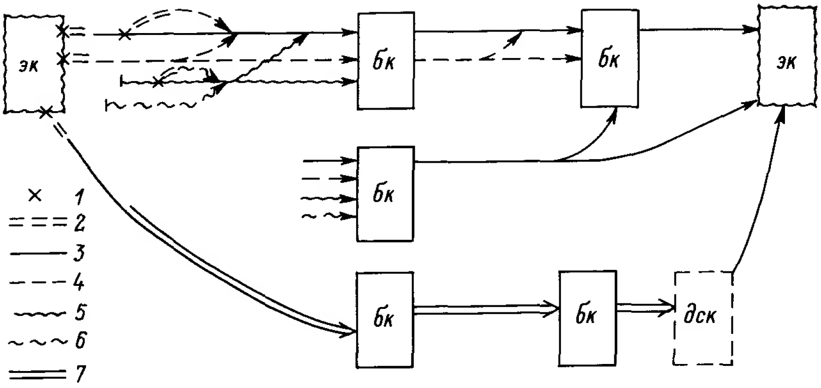


Рис. 1. Схема автогенных сукцессий.

1 деструкция, *2* — релаксация, *3* — нормальный демутационный ряд, *4* аберрационно-демутационный ряд, *5* инициальный ряд, *6* — аберрационно-инициальный ряд, *7* — деструкционный ряд; *эк* экотопический климакс, *бк* — биотопический климакс, *дск* — деструкционный субклимакс.

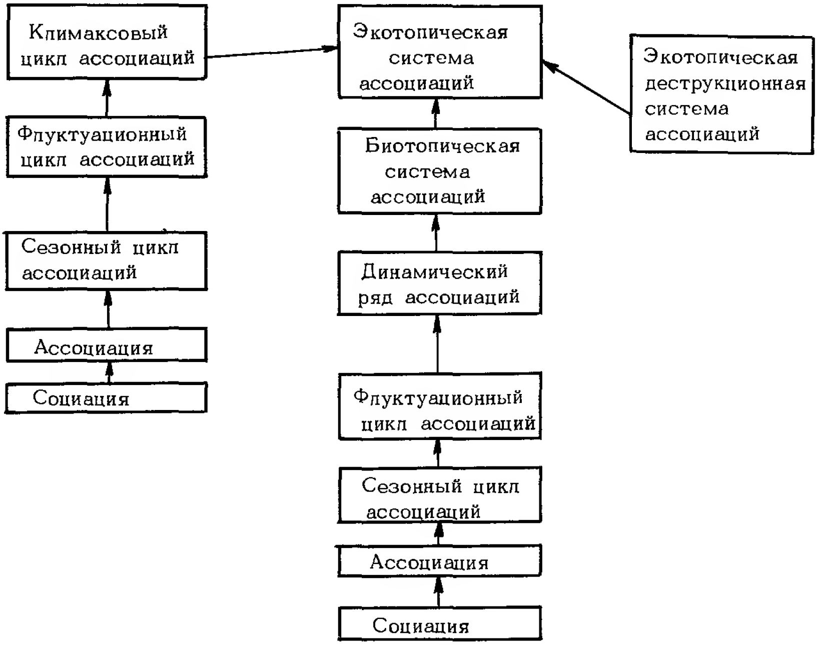

Климаксовый цикл ассоциаций
Флуктуационный цикл ассоциаций
Сезонный цикл ассоциаций
Ассоциация
Социация
Экотопическая система ассоциаций
Экотопическая деструкционная система ассоциаций
Биотопическая система ассоциаций
Динамический ряд ассоциаций
Флуктуационный цикл ассоциаций
Сезонный цикл ассоциаций
Ассоциация
Социация

Рис. 2. Динамическая система классификационных единиц.

кационных единиц представлена на рис. 2. Среди них я выделяю оперативную, элементарную, основную и высшую.

Социация — низшая оперативная единица. Она объединяет состояния, максимально сходные по составу и строению. Необходимость в такой единице возникает при первичной обработке материалов, при сортировке описаний. Социация может оказаться полезной при упорядочении большого массива описаний для предварительного «свертывания» информации и служит в основном для внутреннего, авторского использования либо для выявления тонких различий между описанными фитоценозами. Объем ее может быть даже меньшим предложенного В. В. Алехиным (1935), поскольку может допускать сходство не только по количеству ярусов, по эдификаторам, доминантам, субдоминантам, но и по деталям — некоторым ассектаторам, рисунку горизонтального сложения. Эта единица является оперативной, поэтому при построении конкретной классификационной схемы и характеристике единиц более высокого ранга она не является обязательной.

Элементарная классификационная единица — традиционная ассоциация в узком объеме. Она объединяет состояния, «примыкающие» друг к другу во времени и сходные по составу эдификаторов (соэдификаторов), субэдификаторов, по жизненности эдификаторов. Могут быть приняты во внимание виды-индикаторы, отражающие состояние биотопа, а также характер горизонтального сложения. Таким образом, к одной ассоциации относятся одинаковые стадии в динамических рядах. Понятно, что реально признаки ассоциации, ее объем можно определить только после изучения динамических рядов.

Ассоциации объединяются в сезонные циклы ассоциаций, а последние — в флуктуационные циклы ассоциаций, организованные в динамические ряды ассоциаций. Принцип объединения ассоциаций в эти единицы явствует из их названия.

Совокупность ассоциаций, а точнее, система динамических рядов ассоциаций, приводящая к биотопическому климаксу и включающая его, представляет собой основную единицу - биотопическую систему ассоциаций. Общим для ассоциаций одной биотопической системы является основной эдификатор (соэдификаторы) в любом возрастном состоянии, степени выраженности. Необходимо обратить внимание на то, что рамки биотопической системы ограничиваются сходными экотопами, поэтому в разных экотопах одни и те же эдификаторы могут образовывать разные биотопические системы, но различия в этом случае будут наблюдаться не только в состоянии эдификаторов, но и в составе, и строении фитоценозов в целом.

Высшей классификационной единицей, отражающей автогенез растительного покрова, является экотопическая система ассоциаций, представляющая собой совокупность биотопических систем ассоциаций, объединенных одним и тем же экотопическим климаксом. Каждая ассоциация в этой системе занимает определенное место в последовательных рядах, сходящихся к экотопическому климаксу. В экотопическую систему входят также экотопические деструкционные системы ассоциаций. Разумеется, к экотопической системе ассоциаций принадлежит и соответствующий ей климаксовый цикл ассоциаций.

Помимо указанных единиц, видимо, в некоторых случаях целесообразно выделять релаксационные группы ассоциаций.

Экотопическая система ассоциаций является абстрактной идеализированной системой. На одном и том же участке растительный покров не может пройти через все состояния и стадии, в частности потому, что экотопическая система представляет собой не один последовательный ряд предопределенных состояний и стадий, а сложную сеть рядов и циклов, которые формируются при определенных условиях, а последние могут иметь случайный характер. Естественно, схема не может быть жесткой и единой для всех типов растительности. Она окажется разной по числу элементов в зависимости от особенностей экотопа. Экотопическая система ассоциаций может быть редуцирована до одной биотопической системы ассоциаций, если в динамических рядах не происходит смены эдификаторов. Место и выраженность отдельных классификационных единиц могут быть неодинаковыми в разных экотопических системах. Например, сезонные ассоциации практически не выражены в сосняках и ельниках, а в некоторых дубняках с обилием эфемероидов без них не обойтись, не говоря уже о лугах. Флуктуационные циклы ассоциаций на лугах — главный заполнитель системы в отличие от лесов, для которых основное место занимают собственно демутационные ряды и климаксовый цикл ассоциаций.

Здесь изложен теоретический подход. В практическом плане его удалось применить в сосняках на сухих бедных песчаных почвах. Предложенная концепция классификации сложна и трудоемка для реализации прежде всего потому, что невозможно заранее выбрать признаки, по которым можно было бы определить положение каждого описания фитоценоза в сети динамических рядов. Для этого необходимо изучение динамики, смены состояний фитоценозов как прямое (наблюдением над одним и тем же участком), так и косвенное (сопоставлением описаний разных участков в тождественных экотопах), а в некоторых случаях необходимы и исследования взаимодействий между растениями разных видов. Фактически речь идет о монографическом изучении каждой экотопической системы ассоциаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 274 с. — *Алехин В. В.* Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 30—38. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983а. 246 с. — *Василевич В. И.* О растительных ассоциациях ельников северо-запада // Бот. журн. 1983б. Т. 68, № 12. С. 1604—1613. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. IV. Л.: Наука, 1972. С. 137—334. — *Дегтева С. В., Ипатов В. С.* Сероольшаники северо-запада РСФСР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 250 с. — *Ивашкевич Б. А.* Дальневосточные леса и их промышленная будущность. М.; Хабаровск : ДВОГИЗ, 1933. 163 с. — *Ипатов В. С.* Некоторые соображения о понятии тип леса // Вестн. ЛГУ. 1962. № 9. С. 131—134. — *Ипатов В. С.* Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 2. С. 184—195. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Самоблагоприятствование в растительном сообществе // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 14—21. — *Каяндер А. Х.* Сущность и значение типов леса. М.: Гослестехиздат, 1933. 137 с. — *Колесников Б. П.* Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДАФ АН СССР. Сер. ботаника. Т. 2. (IV). М.; Л., 1956. 263 с. — *Ниценко А. А.* Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. 1960. № 9. С. 21—29. — *Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с. — *Райс Э.* Аллелопатия. М.: Мир, 1978. 392 с. — *Соколов С. Я.* К вопросу о классификации типов еловых лесов // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929. С. 205 255. — *Сочава В. Б.* Вопросы картографии в геоботанике // Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 5—27. — *Сочава В. Б.* Растительные сообщества и динамика природных систем // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1968. Вып. 20. С. 12—21. *Сукачев В. Н.* Общие принципы и программа изучения типов леса // Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 114 с. — *Clements F. E.* Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Inst., 1916. Vol. 242. P. 512.

Ленинградский государственный университет. Получено 16 V 1989.

SUMMARY

Autogenic successions are considered. The system of dynamical series united by ecotopical climax is constructed. The system of hierarchical classification units is organized on this basis.

УДК 581.132 : 581.5(575.35)
© 1990

С. К. Назаров, М. Д. Сивков, Е. В. Некучаева

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПУСТЫННЫХ ЭФЕМЕРОИДОВ НА ЮГЕ ТАДЖИКИСТАНА[1]

S. K. NAZAROV, M. D. SIVKOV, E. V. NEKUCHAYEVA. THE PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF DESERT EPHEMEROIDS IN THE SOUTH OF TAJIKISTAN

На основе изучения CO_2-газообмена дана эколого-физиологическая характеристика фотосинтетической деятельности пустынных эфемероидов Таджикистана. Установлены максимальные скорости ассимиляции углекислоты, зависимость фотосинтеза от температуры, влажности почвы и интенсивности солнечной радиации. Приведены данные о фотосинтетической продуктивности и составлен баланс углерода для *Carex physodes, C. pachystilis, Poa bulbosa.*

Ксерофитные осоки *Carex physodes* M. B. — осока вздутая, ранг и *C. pachystilis* Gay. — осока толстостолбиковая, илак, наряду с мятликом луковичным — *Poa bulbosa* L., являясь доминантами и эдификаторами растительного покрова низкотравных полусаванн и песчаных пустынь (джангалов), составляют основу зимне-весенних пастбищ равнинной Средней Азии (Флора Таджикской ССР. 1963. Т. II).

Пустынные осоки различаются по районам распространения и приуроченности к тем или иным экотонам. *C. physodes* тяготеет к сыпучим пескам, *C. pachystilis* является растением глинистых полупустынь, предгорий и пустынно-степных горных склонов (Егорова, 1966).

Если под влиянием выпаса или деятельности грызунов плотные закоренные грунты разрыхляются, то оба вида осоки, а также *Poa bulbosa* могут существовать совместно, являясь соэдификаторами (Нечаева и др., 1973). Это становится возможным благодаря разной глубине залегания корневищ двух видов осоки. У *C. physodes* корневища располагаются на глубине 12—20 см (основная масса корней — 7—22 см), а у *C. pachystilis* корневища залегают не глубже 2—5 см. В отличие от пустынных осок, имеющих обширный ареал, но относительно узкую экологическую амплитуду, *Poa bulbosa* поднимается в горы вплоть до альпийского пояса (3400 м над ур. м.). Возможно, этому способствует вивипария — способность при определенных условиях образовывать вместо семян выводковые луковички (Пополина, 1960). Ксерофитные осоки, благодаря наличию длинных корневищ, исключительно пластичны и устойчивы к действию неблагоприятных факторов среды. Они обладают хорошей конкурентной способностью.

Вегетация пустынных эфемероидов в условиях равнинной местности Таджикистана начинается после выпадения первых осенних осадков и продолжается до наступления засушливого периода в начале мая при температуре воздуха, достигающей 40 °С.

---

[1] Работа выполнена в рамках целевой комплексной программы «Сохранение природного комплекса заповедника „Тигровая балка“».

Мощным экологическим фактором для пустынной флоры, от которого в первую очередь страдает *C. physodes*, является развитие на песках мохового покрова из *Tortula desertorum*. На участках с развитым моховым покровом в Каракумах урожай осоки может снижаться в 5—7 раз (Гунин и др., 1974; Гунин, Дедков, 1978). Авторы связывают это явление с перехватом и использованием мхом значительного количества зимне-весенних осадков. По нашим наблюдениям, в урочище Кашка-Кум в долине р. Вахш появление мохового покрова сильно угнетает *C. physodes*, но не оказывает заметного влияния на продуктивность *C. pachystilis* и *Poa bulbosa.*

Характер конкурентных взаимоотношений, структура растительных сообществ и их первичная продуктивность во многом зависят от эколого-физиологических свойств слагающих фитоценозы компонентов (Гуляев, 1984). Физиология имеющих важное народно-хозяйственное значение пустынных эфемероидов до настоящего времени остается недостаточно исследованной. В настоящей работе сделана попытка дать экофизиологическую характеристику фотосинтетической деятельности пустынных осок и *Poa bulbosa.*

Материал и методы исследования

Исследование CO_2-газообмена пустынных эфемероидов проводилось в весенние месяцы (март—апрель) 1986 и 1988 гг. на южном участке заповедника «Тигровая балка». Среднемесячная температура воздуха в районе исследований по многолетним данным (1963—1976 гг.) в марте составляет 11.3 °С, а в апреле — 19.3 °С. В мае она поднимается до 25.5 °С. Период вегетации эфемерной растительности в это время завершается. Годовое количество осадков на территории заповедника составляет 300 мм, из которых на март приходится 38.9, а на апрель — 41.5 мм. Относительная влажность воздуха колеблется от 77.6 в марте до 51.7 % в мае.

Экспериментальные площадки были заложены в полосе контакта песчаного массива Кашка-Кум и лессовидных суглинков. В этой зоне растительный покров отличается значительной мозаичностью. Здесь можно найти места совместного произрастания всех трех исследуемых видов и участки, растительный покров которых образован однокомпонентными фитоценозами каждого из них. На склонах барханов северной экспозиции и в межбарханных понижениях развивается моховой покров.

Пустынные эфемероиды являются весьма «неудобными» объектами для исследования CO_2-газообмена. Небольшие размеры ассимиляционных органов, большая чувствительность к повреждению подземных органов и связанным с этим нарушениям водного режима делают практически невозможной работу с отдельными растениями или их органами без того, чтобы не нарушить естественный ход физиологических процессов. Поэтому для измерения интенсивности фотосинтеза нами был выбран способ регистрации CO_2-газообмена небольших ненарушенных участков монокомпонентных фитоценозов из *Carex physodes, C. pachystilis* и *Poa bulbosa.* Для измерения газообмена пустынных эфемероидов использовали оригинальную установку, схема которой приведена на рис. 1. Отбор проб воздуха для последующего анализа содержания в нем углекислоты проводили с использованием открытой системы. Ассимиляционную камеру из тонкого оргстекла размером 100×100×100 мм устанавливали на изучаемый участок растительного покрова и через нее с помощью компрессора прокачивали атмосферный воздух со скоростью 320 л/ч. Скорость потока газа контролировали по ротаметру. Через 15 с после накрывания растений с помощью трехходового крана выходящий из камеры поток воздуха направляли в пластиковую емкость объемом 10 л. Отбор одной пробы продолжался 15 с. Таким образом, растения находились в измерительной камере не более 30 с — время недоста-

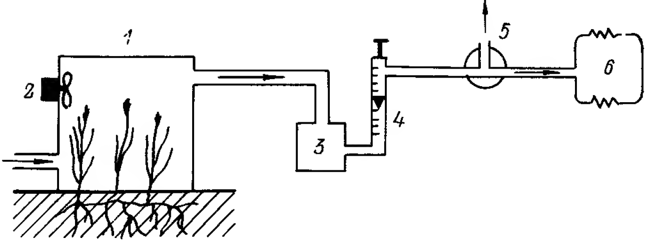


Рис. 1. Схема установки для отбора проб при изучении газообмена.

1 — ассимиляционная камера с растениями, *2* — вентилятор, *3* — компрессор, *4* — ротаметр, *5* — трехходовой кран, *6* — пластиковая емкость для сбора газа. *Стрелками* обозначено направление тока воздуха во время отбора проб. Контрольный канал не показан.

точное для существенного изменения факторов среды (температуры, влажности воздуха) внутри ассимиляционной ячейки. В момент установки камеры на грунт в ней для интенсивного перемешивания воздуха включался вентилятор, вращаемый микроэлектродвигателем. Герметически закрытые пластиковые емкости с пробами газа, прошедшего через камеру с растениями, транспортировали в полевую лабораторию, где проводили анализ на содержание CO_2. Измерения концентрации углекислоты осуществляли с помощью установки с дифференциальным газоанализатором Инфралит-IV, описанной нами ранее (Сивков, Назаров, 1987). Одновременно с отбором проб газа регистрировали интенсивность солнечной радиации пиранометром Янишевского и люксметром и температуру воздуха на уровне растений. Коэффициент пропускания солнечной радиации стенками камеры составлял 0.9.

Для того чтобы вычленить составляющие газообмена за счет выделения CO_2 из почвы и дыхания подземных органов растений, надземную биомассу скашивали, вновь накрывали участок измерительной камерой и проводили отбор проб воздуха, как было описано выше. Контрольные измерения выделения CO_2 из почвы, проведенные на соседних незадернованных участках, показали, что эта величина незначительна и при расчетах ею можно пренебречь. После опыта определяли сырую и сухую биомассу растений (надземную и подземную). Результаты выражали в мг CO_2 на 1 дм^2 площади фитоценоза или на 1 г сух. биомассы растений.

Результаты и обсуждение

Непременным условием экологических работ по фотосинтезу является получение величин CO_2-газообмена, адекватно отражающих поведение растений в естественных условиях. Общая методология таких работ была намечена С. П. Костычевым и его учениками более полувека тому назад (Костычев, Берг, 1930; Костычев, Кардо-Сысоева, 1930; Костычев и др., 1930) и впоследствии детально разработана О. В. Заленским (1977, 1982). Трудности измерения газообмена в полевых условиях привели к тому, что достаточно надежные результаты стали получать только начиная с 50-х годов с появлением инфракрасных оптико-акустических газоанализаторов. По мнению В. Л. Вознесенского (1977), основным источником погрешностей более ранних измерений являлись слишком длительные экспозиции (порядка 25–40 мин) растений в ассимиляционных камерах и неизбежный при этом перегрев листьев. Эта опасность была особенно велика при исследовании растений в жарких аридных районах. С появлением быстродействующей и чувствительной измерительной техники возможность существенного отклонения параметров среды внутри измерительной камеры от условий, при которых реально существуют растения, удалось свести до минимума.

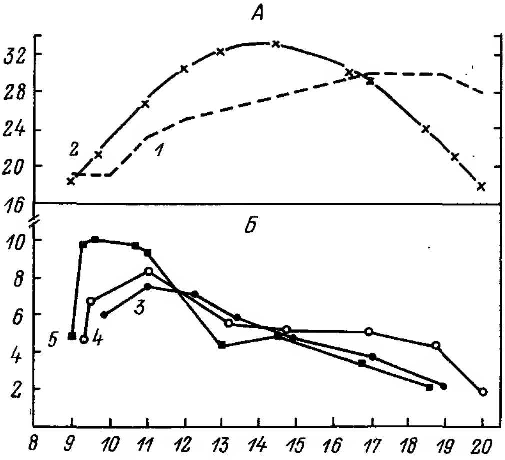


Рис. 2. Дневной ход ассимиляции CO_2 пустынными эфемероидами в ясный день.

А: *1* — температура воздуха на уровне растений, *2* — освещенность. По оси абсцисс — часы суток; по осям ординат: *слева* — температура, °С, *справа* — освещенность, клк. *Б* — ассимиляция CO_2: *3* — *Carex pachystilis*, *4* — *Carex physodes*, *5* — *Poa bulbosa*. По оси ординат — поглощение CO_2, мг/дм^2 · ч.

Наша работа заключалась в получении серий кривых, отражающих изменения CO_2-газообмена участков монокомпонентных ценозов каждого исследуемого вида в течение дня с одновременной регистрацией основных параметров внешней среды. Такой подход является разновидностью пассивного эксперимента, осуществляемого самой природой. Ценность получаемой информации заключается в том, что она, видимо, наиболее адекватно отражает реакции ассимиляционного аппарата растений на естественную динамику изменений всего комплекса метеорологических факторов без нарушения ценотического взаимодействия отдельных компонентов растительного покрова.

Интенсивность фотосинтеза. Характер дневных изменений величины поглощения углекислоты, если его сопоставить с соответствующей метеорологической информацией, позволяет сделать предварительные заключения о факторах, ограничивающих фотосинтез в определенные периоды, и в первом приближении судить о степени адаптации растений к условиям среды. Прекрасные примеры такого анализа приведены в монографии В. Лархера (1978).

На рис. 2 представлены типичные кривые, отражающие динамику фотосинтеза у пустынных эфемероидов в течение дня. Измерения выполнены в безоблачный день с достаточно плавными ходами температуры и освещенности в первой половине апреля 1988 г. Характер дневных изменений величины CO_2-газообмена у *C. physodes* и *C. pachystilis* практически совпадает. Максимальные значения интенсивности фотосинтеза у них наблюдаются в предполуденные часы при температуре воздуха 23 °С и освещенности около 50 клк. По мере дальнейшего увеличения солнечной радиации и температуры ассимиляция углекислоты растениями постепенно снижается и прекращается к 19—20 ч. Динамика дневных изменений фотосинтеза у *Poa bulbosa* сходна с таковой у осоки, но имеется и существенное отличие. Для растений *Poa bulbosa* характерен очень быстрый подъем ассимиляции углекислоты в ранние утренние часы с достижением наибольших значений при температуре 19 °С и освещенности 20 клк. Этот вид, вероятно, способен более эффективно использовать для фотосинтеза утренние часы с умеренными освещенностью и температурой. В довольно редкие для апреля в Таджикистане дни с переменной облачностью дневной ход фотосинтеза у пустынных эфемероидов описывается более сложными многовершинными кривыми (рис. 3). В целом скорость ассимиляции CO_2 чутко реагирует на изменение внешних условий, особенно уровня солнечной радиации.

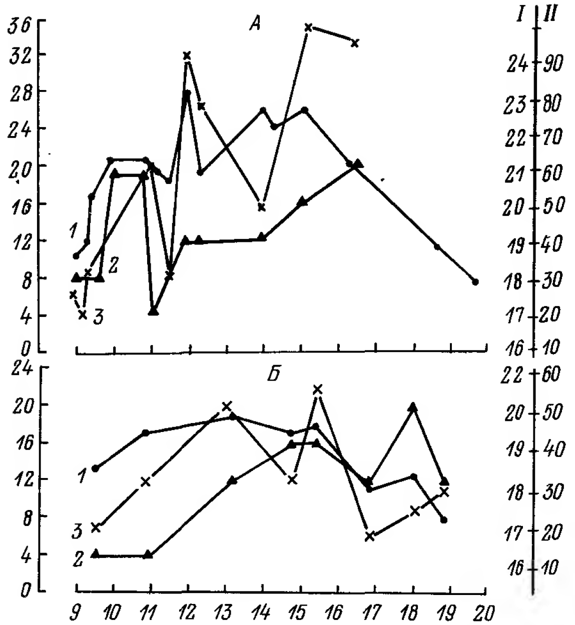


Рис. 3. Динамика ассимиляции CO_2 пустынными эфемероидами в дни с переменной облачностью.

А — *Poa bulbosa*, 6 IV 1988, *Б* — *Carex pachystilis*, 8 IV 1988. *1* — поглощение CO_2, *2* — температура воздуха, *3* — освещенность. По оси абсцисс — часы суток; по осям ординат: *слева* — поглощение CO_2, мг/г · ч, *справа* — температура, °С (I) и освещенность, клк (II).

Большой массив полученных данных о величине ассимиляции углекислоты при самых разнообразных сочетаниях факторов среды делает возможным поиск максимальных значений интенсивности фотосинтеза, характерных для каждого из изученных видов. Эти результаты приведены в табл. 1. Наибольшее значение наблюдаемого фотосинтеза зарегистрировано у *Poa bulbosa*, причем обнаружено оно при более низкой температуре и освещенности, чем у осоки. Полученные нами величины лежат в пределах, отмеченных многими авторами для пустынных растений и приведенных в сводке Лархера (1978). Вознесенский (1977) оценивает максимальную интенсивность фотосинтеза *Carex physodes* в Юго-Восточных Каракумах в 28 мг CO_2 на 1 г сух. массы в 1 ч, что на 1/3 выше обнаруженных нами значений. Причиной расхождения, видимо, является то, что в первом случае измерялся газообмен не целых растений, а отделенных листьев.

ТАБЛИЦА 1

Максимальные величины интенсивности наблюдаемого фотосинтеза пустынных эфемероидов

Виды	Значения, мг CO_2 в 1 ч на		Условия измерений	
	1 г сух. массы	1 дм^2 фитоценоза	температура, °С	освещенность, клк
Carex physodes	18	12	20	75
Carex pachystilis	19	12	19	55
Poa bulbosa	31	20	18	40

Зависимость фотосинтеза от внешних условий. Если измерения CO_2-газообмена в разные сроки выполнены при достаточно широком варьировании условий среды, то имеется возможность исследования зависимости фотосинтеза от напряженности внешних факторов подобно тому, как это сделал Е. Cartellieri (1940) при построении световых кривых ассимиляции CO_2.

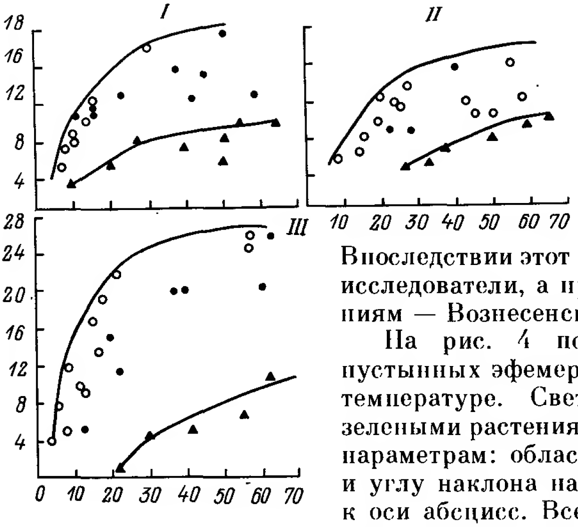


Рис. 4. Зависимость от света ассимиляции CO_2 пустынными эфемероидами при разной температуре.

I — Carex pachystilis, II — C. physodes, III — Poa bulbosa. Светлые кружки — измерения при 20 °С, *темные кружки* — при 16 °С, *треугольники* — при 26 °С. По оси абсцисс — освещенность, клк; по оси ординат — поглощение CO_2, мг/г · ч.

Впоследствии этот метод широко использовали многие исследователи, а применительно к пустынным растениям — Вознесенский (1977).

На рис. 4 показана зависимость фотосинтеза пустынных эфемероидов от освещенности при разной температуре. Световую кривую поглощения CO_2 зелеными растениями можно характеризовать по двум параметрам: области насыщения фотосинтеза светом и углу наклона начального участка световой кривой к оси абсцисс. Все изученные виды не имеют четко выраженного плато насыщения фотосинтеза светом до 50 клк, что вполне естественно для растений, обитающих в условиях высокой инсоляции. Угол наклона начального участка световой кривой у *Poa bulbosa* несколько больше, чем у пустынных осок. Это обстоятельство можно трактовать как способность данного вида лучше усваивать углекислоту в области относительно невысокой освещенности (10—15 клк). При температуре около 16 °С и выше 25 °С эффективность использования солнечной радиации у всех трех видов снижается. Влияние температуры на параметры световых кривых фотосинтеза требует специального анализа (Хит, 1972) и в данной работе рассматриваться не будет.

Температурные зависимости фотосинтеза эфемероидов (рис. 5) построены на основе выборки значений наблюдаемого фотосинтеза, измеренного при близких величинах освещенности (40—50 клк) и разной температуре воздуха. С большой степенью вероятности можно сказать, что температурный оптимум фотосинтеза у исследованных видов лежит в области 17—22 °С. Это значительно ниже, чем у летневегетирующих видов пустыни, для которых в среднем оптимальная температура составляет 28—30 °С (Вознесенский, 1977). С повышением температуры до 25—27 °С фотосинтез исследованных нами растений-эфемероидов снижается примерно в два раза по сравнению с максимальными значениями.

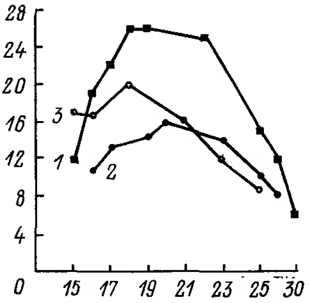


Рис. 5. Зависимость наблюдаемого фотосинтеза от температуры.

1 — Poa bulbosa, 2 — Carex pachystilis, 3 — C. physodes. По оси абсцисс — поглощение CO_2, мг/дм² · ч; по оси ординат — температура, °С.

Для того чтобы оценить влияние условий водоснабжения на фотосинтез пустынных эфемероидов, были проведены специальные опыты. Блоки грунта 50×50 см с находящимися на них растениями выкапывали на всю глубину залегания корневой системы (10—15 см для *Poa bulbosa* и *C. pachystilis*, 25—30 см для *C. physodes*) и оставляли на открытом месте на трое суток, в течение которых происходило естественное снижение влажности почвы за счет испарения и транспирации. Один раз в день в близкие сроки у каждого вида измеряли газообмен и определяли весовым методом влажность почвы в зоне расположения основной массы корневых систем. Полученные данные представлены в табл. 2. Первоначальный запас влаги и динамика ее потерь во времени были

ТАБЛИЦА 2

Влияние высыхания почвы на наблюдаемый фотосинтез пустынных эфемероидов. Температура воздуха во время определений 18 -20 °С, освещенность 40—50 клк.

Виды	Дата определений	Влажность почвы, %	Поглощение CO_2, мг/г · ч
Carex physodes	6 IV	2.4	13
	7 IV	1.6	13
	8 IV	1.0	13
C. pachystilis	6 IV	4.7	19
	7 IV	3.4	17
	8 IV	2.2	12
Poa bulbosa	6 IV	7.0	—
	7 IV	5.6	20
	8 IV	4.6	20

неодинаковыми для разных образцов. Это, видимо, связано с различиями в плотности, механическом составе и водоудерживающей способности грунта. Наибольшая сухость характерна для песков — излюбленного субстрата *C. physodes*. За трое суток влажность песка снизилась до 1 %, но интенсивность фотосинтеза *C. physodes* при этом не изменилась. Запас влаги в монолитах из лессовидных суглинков, на которых произрастают два других вида, оказался существенно бо́льшим. В то же время газообмен *C. pachystilis* начинает снижаться при уменьшении влажности ниже 4—5 %. При влажности почвы около 2 % и прочих равных условиях фотосинтез обоих видов находится примерно на одном уровне. Следует отметить, что результаты измерения фотосинтеза в этих опытах для всех видов, вероятно, несколько занижены, так как в общем балансе газообмена не учитывали выделение CO_2 за счет дыхания подземных органов.

Дневная продуктивность фотосинтеза и суточный баланс CO_2. Максимальные величины интенсивности фотосинтеза при наиболее благоприятном сочетании факторов внешней среды отражают потенциальные возможности фотосинтетического аппарата. Для оценки реальной ассимиляционной деятельности растений большее значение имеет средняя величина поглощения углекислоты и дневная продуктивность фотосинтеза.

Путем интегрирования значений фотосинтеза, полученных в течение светлого времени суток, когда наблюдается положительный газообмен, мы вычислили дневную продуктивность фотосинтеза исследуемых видов. Расчеты выполнены по усредненным кривым поглощения CO_2 с 8 до 20 ч (рис. 6). В тех случаях, когда в разные сутки для определенных временных точек были получены различающиеся значения газообмена, при расчетах среднесуточной продуктивности фотосинтеза использовали средние значения. Суточная продуктивность фотосинтеза за первую декаду апреля при расчете на 1 г сухой биомассы побегов оказалась у всех трех видов достаточно близкой и составила для *Poa bulbosa* — 169, *C. pachystilis* - 118, *C. physodes* — 138 мг CO_2 на 1 г сух. биомассы в день. Величины дневной продуктивности эфемерной растительности Каракумов, полученные Вознесенским (1977), лежат в диапазоне 200—400 мг/г сух. массы в день. По нашему мнению, эти данные являются завышенными, так как расчет продуктивности выполнен на основе изучения газообмена изолированных листьев. Можно назвать ряд достаточно очевидных причин, которые заставляют относиться с большой осторожностью к расчетам продуктивности фотосинтеза, выполненным на основе опытов с отделенными от растений листьями.

1. Срезанные ассимилирующие органы растений после их помещения в листовую камеру чаще всего располагаются в плоскости, перпендикулярной

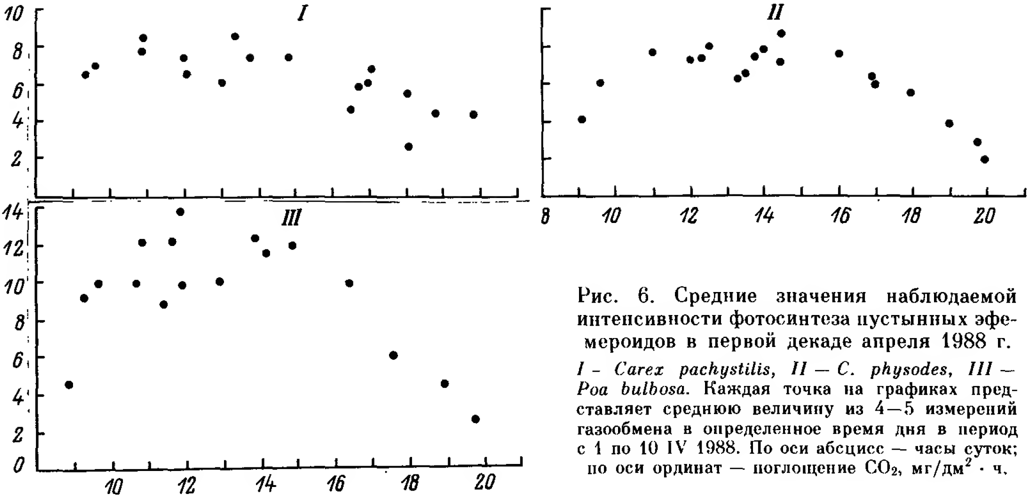


Рис. 6. Средние значения наблюдаемой интенсивности фотосинтеза пустынных эфемероидов в первой декаде апреля 1988 г.

I – *Carex pachystilis*, *II* — *C. physodes*, *III* — *Poa bulbosa*. Каждая точка на графиках представляет среднюю величину из 4—5 измерений газообмена в определенное время дня в период с 1 по 10 IV 1988. По оси абсцисс — часы суток; по оси ординат — поглощение CO_2, мг/дм^2 · ч.

направлению падения солнечных лучей, что совершенно не соответствует их естественному положению на растении или в ценозе.

2. Несмотря на разреженность травостоя пустынных эфемероидов, нельзя полностью исключать влияния взаимозатенения листьев и других ценотических эффектов.

3. Последствия срезания листьев сами по себе непредсказуемы. Интенсивность фотосинтеза в результате такого жесткого приема может как значительно увеличиваться, так и уменьшаться в зависимости от вида растения, его физиологического состояния и напряженности внешних факторов.

4. При изучении газообмена изолированных листьев приходится применять дополнительное увлажнение объема ассимиляционной камеры, что приводит к значительным различиям во влажности внутри камеры и в наружном воздухе. Отсутствие дополнительных увлажнителей приводит к быстрому обезвоживанию отделенных ассимилирующих органов мезоморфного типа, которые характерны для большинства представителей эфемерно-эфемероидной растительности.

Остается добавить, что использование изолированных фотосинтезирующих органов, даже в тех случаях, когда удается обеспечить в листовой камере близкий к естественному микроклимат, позволяет измерить только общее количество CO_2, поглощенное за сутки единицей массы или площади ассимилирующих органов, но не целым растением или ценозом, для чего необходимо располагать данными о дыхании интактных частей растения, в том числе и подземных.

Необходимым условием выживания и конкурентоспособности вида в экстремальных условиях является способность растений сохранять положительный баланс углерода: приход углерода за сутки и в целом за год должен быть больше его расхода. Много внимания этому вопросу уделял Заленский (1977, 1982). H. Mooney (1972) считает способность растений обеспечивать положительный углеродный баланс основным фактором, определяющим распространение видов и их адаптацию к температурным условиям среды. Баланс углерода целого растения за определенные промежутки времени зависит от интенсивности фотосинтеза и дыхания и в значительной степени определяется соотношением автотрофных и гетеротрофных органов и тканей. В большинстве экологических работ о балансе углерода отдельных растений и фитоценозов судят по конечным результатам, оценивая приросты биомассы и первичную продуктивность. Для экофизиолога интерес представляет не столько конечный результат, выражающийся в накоплении вещества, сколько процессы, ведущие к его формированию (Заленский, 1982).

ТАБЛИЦА 3

Суточный баланс CO_2 у пустынных эфемероидов в первой декаде апреля по определениям газообмена

Виды	Сух. биомасса, г/дм^2 фитоценоза		Наблюдаемый фотосинтез, мг CO_2/дм^2 фитоценоза за 12 ч	Темновое дыхание, мг CO_2/дм^2 фитоценоза			Дыхание по отношению к истинному фотосинтезу,** %
	надземная	подземная		надземной биомассы за 12 ч	подземной биомассы за 24 ч	суммарное дыхание * за 24 ч	
Poa bulbosa	0.65	6.6	110	18	24	42	28
Carex pachystilis	0.66	5.9	78	10	48	58	43
Carex physodes	0.58	6.9	80	7	46	53	39

* Дыхательные затраты растений за сутки определяли, суммируя дыхание подземных частей растений за 24 ч и дыхание надземных органов за темное время суток (12 ч).

** Истинный фотосинтез рассчитывали как сумму наблюдаемого фотосинтеза за светлое время (12 ч) и дыхательных затрат растений за сутки.

В табл. 3 приведены данные, характеризующие баланс углерода пустынных эфемероидов. Полученные результаты свидетельствуют, что виды осоки имеют довольно близкие величины всех составляющих углеродного баланса. Доля дыхательных затрат, выражением которых является отношение суммарного дыхания к истинному фотосинтезу, у них составляет около 40 % всей ассимилированной за сутки углекислоты. Дневная продуктивность фотосинтеза у *Poa bulbosa* примерно на 30 % выше, чем у осоки, а затраты на дыхание подземных органов, на долю которых у эфемероидов приходится до 90 % всей биомассы, в два раза ниже. В результате баланс углерода у *Poa bulbosa* складывается более благоприятно (доля дыхательных затрат снижается до 28 %). Обстоятельный обзор результатов определения соотношения дыхания и фотосинтеза у более чем 30 видов травянистых растений сделан Т. К. Головко (1983). Отмечено, что свыше половины известных данных лежит в пределах 30—60 %. Из трех изученных нами видов *Poa bulbosa* оказывается у нижнего предела этого интервала, а оба вида осоки ближе к его средним значениям.

Заключение

Данные об интенсивности фотосинтеза пустынных эфемероидов, полученные манометрическим (Захарьянц и др., 1971) и радиометрическим (Насыров, Логинов, 1962/1963) методами на изолированных органах растений, много дали для понимания путей адаптации эфемероидов к условиям существования в жарких пустынях Средней Азии. Однако эти результаты не могут быть прямо использованы для расчета фотосинтетической продуктивности. В первом случае величины поглощения CO_2 получаются, видимо, заниженными из-за относительно небольших значений освещенности (порядка 30 клк), создаваемых лампами накаливания, а во втором — завышенными вследствие применения в опытах высоких концентраций $^{14}CO_2$ (потенциальный фотосинтез). Ближе всех к оценке фотосинтетической продуктивности пустынных растений подошел Вознесенский (1977), но он также использовал для изучения газообмена отделенные от растений ассимилирующие органы.

В нашей работе сделана попытка сведения баланса CO_2 для некоторых пустынных эфемероидов на основе измерений газообмена ненарушенных участков монокомпонентных фитоценозов. Существенного изменения условий среды внутри ассимиляционной камеры во время опытов удавалось избежать путем максимального сокращения экспозиции и применения больших скоростей потока воздуха через открытую систему. Полученные этим способом результаты оказались ниже расчетных данных Вознесенского для дневной продуктивности фотосинтеза *Carex physodes*. К сожалению, нам неизвестны данные по другим элементам газообмена (дыхание надземных и подземных органов) целых растений этого вида.

У всех изученных нами видов доля дыхательных затрат составляет 30—40 % от всего ассимилированного за сутки углерода. Вероятно, эта величина может оказаться достаточно универсальной биологической константой.

Основной комплекс измерений CO_2-газообмена пустынных эфемероидов выполнен нами в течение относительно короткого периода, охватывающего вторую половину марта—апрель и совпадающего по времени с фазами цветения и плодоношения растений. Весь срок вегетации пустынных эфемероидов при наличии благоприятных погодных условий может быть растянут на несколько месяцев. Однако такой выбор времени работы был не случаен. Именно в этот период происходит созревание семян, формирование почек возобновления и отложение пластических веществ в запасающие органы перед наступлением периода покоя. От успешного протекания этих процессов, требующих хорошего фотосинтетического обеспечения, во многом зависит возобновление растений и урожай будущего года. В то же время фотосинтез растений в этот период протекает в сложных условиях постоянного повышения температуры и увеличения напряженности водного режима вследствие прогрессивного иссушения верхних горизонтов почвы.

В заключение авторы приносят благодарность инициатору данной работы П. Д. Гунину, директору заповедника «Тигровая балка» Н. Т. Тухтаеву и сотрудникам биостанции Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР В. Я. Капевскому и В. А. Сычеву за содействие и помощь при проведении полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений (Юго-Восточные Каракумы). Л.: Наука, 1977. 256 с. — *Головко Т. К.* Количественное соотношение фотосинтеза и дыхания у травянистых растений // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 6. С. 779—787. — *Гуляев Б. И.* Очерк направлений экофизиологии // Итоги науки и техники. Геоботаника. М.: ВИНИТИ, 1984. Т. 5. С. 3—138. — *Гунин П. Д., Дедков В. П.* Экологические режимы пустынных биогеоценозов (на примере Восточных Каракумов). М.: Наука, 1978. 227 с. — *Гунин П. Д., Дедков В. П., Фролова О. П.* Распределение, экологические особенности и продуктивность синузий пустынного мха в Каракумах // Структура и продуктивность пустынной растительности, ее рациональное использование и улучшение. Алма-Ата: Наука, 1974. С. 31—34. — *Егорова Т. В.* Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*. М.: Наука, 1966. 266 с. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Л.: Наука, 1977. 56 с. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема его взаимоотношения с дыханием: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1982. 48 с. — *Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С.* и др. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкумов. Ташкент: Фан, 1971. 263 с. — *Костычев С. П., Берг В. А.* Исследования над суточным ходом фотосинтеза на Черноморском побережье // Изв. АН СССР. 1930. Т. 7, № 7. С. 611—630. — *Костычев С. П., Базырина Е. Н., Чесноков В. А.* Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне // Изв. АН СССР. 1930. Т. 7, № 7. С. 599—610. — *Костычев С. П., Кардо-Сысоева Е. К.* Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии // Изв. АН СССР. 1930. Т. 7, № 6. С. 467—498. — *Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 184 с. — *Насыров Ю. С., Логинов М. С.* Потенциальный фотосинтез и коэффициент использования солнечной энергии растениями Таджикистана // Потенциальный фотосинтез и продуктивность растений Таджикистана. Тематический сб. отд-ния физиологии и биофизики растений АН ТаджССР. Душанбе, 1962/1963. № 2. С. 3—13. — *Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Т.* Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М.: Наука, 1973. 242 с. — *Пополина Т. Г.* Морфологические особенности формирования органов плодоношения у *Poa bulbosa* // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 1032—1039. — *Сивков М. Д., Назаров С. К.* Аппаратура и методика измерения газообмена растений в полевых условиях. Сыктывкар: Ротапринт Коми филиала АН СССР, 1987. 14 с. — *Флора* Таджикской ССР. Т. II. Осоковые — орхидные. М.; Л.: Наука, 1963. 454 с. — *Хит О.* Фотосинтез (физиологические аспекты). М.: Наука, 1972. 314 с. — *Cartellieri E.* Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem Hochalpinen Standort // Sitzungsb. Acad. Wissensch. Wien. 1940. Bd 149. Abt. 1. Hf 3. S. 95—143. — *Mooney H. A.* The carbon balance of plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1972. Vol. 3, N 5. P. 315—346.

Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 13 VII 1989.

SUMMARY

The ecologo-physiological characteristics of photosynthesis in *Carex physodes, C. pachystilis* and *Poa bulbosa* intact phytocoenoses, which form the basis for the winter-spring pastures of the plains of Central Asia, are presented. The characteristics have been worked out on the basis of the study of diurnal changes in CO_2-gas-exchange of undisturbed areas of phytocoenoses. The maximal value of photosynthetic intensity (20 mg CO_2/dm^2 of phytocoenosis area per hour) is in *P. bulbosa.* It has been registered as 12 mg of CO_2/dm^2 for desert *C. physodes* and *C. pachystilis.* The relation of gas-exchange and the level of solar radiation, temperature and soil humidity has been studied. It is shown that *Poa bulbosa* utilizes CO_2 more effectively in early morning, when the temperature and light intensity are moderate. The data on levels of photosynthetic productivity are presented. The carbon balance is calculated, taking into account the respiration expenditures of three species investigated.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.821 : 537.533.35
© 1990

О. В. Яковлева

ФОРМИРОВАНИЕ СЛИЗЕВЫХ КЛЕТОК ЭПИДЕРМЫ ЛИСТА ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ (ДАННЫЕ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ)

O. V. JAKOVLEVA. THE FORMATION OF SLIME CELLS OF LEAF EPIDERMIS IN THE DICOTYLEDONOUS PLANTS (ELECTRON MICROSCOPE DATA)

Изучено формирование слизевых клеток эпидермы листа у 20 видов двудольных растений, относящихся к разным семействам. Секреция слизи в клетках эпидермы является самостоятельным процессом и происходит при участии аппарата Гольджи. Отложение слизи в клетках эпидермы начинается при достижении листом 70—80 % его окончательного размера. В это время в клетках эпидермы активизируется аппарат Гольджи, и в периплазматическое пространство начинает секретироваться слизь. Цитоплазма при этом отстает от внутренней тангенциальной клеточной стенки и сдвигается в сторону наружной клеточной стенки. При завершении слизевыделения достраивается новая клеточная стенка, отделяющая цитоплазму от слизи. Наряду с клетками, накапливающими слизь в периплазматическом пространстве, есть клетки, у которых слизь проходит через клеточную оболочку и скапливается в межклетниках. Предложено первые клетки называть слизесодержащими, вторые — слизевыводящими.

В эпидерме листьев у значительного числа видов двудольных растений встречаются специализированные слизевые клетки. Считается, что слизи в этих клетках накапливаются в результате ослизнения клеточных стенок (Radlkofer, 1875; Solereder, 1899; Linsbauer, 1930; Metcalfe, Chalk, 1979), поэтому их обычно называют клетками с ослизняющимися клеточными стенками. Это противоречит современным представлениям о секреции слизей. С помощью электронного микроскопа установлено, что секреция слизей осуществляется аппаратом Гольджи (Mollenhauer, Morré, 1966; Mollenhauer, 1967). Однако эти исследования в основном проводились на высокоспециализированных слизепроизводящих клетках, входящих в состав железок, волосков, корневого чехлика и т. д. (Данилова, 1974; Мирославов, 1974; Васильев, 1977; Fahn, 1979; Муравник, 1988).

В настоящее время в литературе имеются работы, посвященные изучению ультраструктуры дифференцированных слизевых клеток эпидермы листа (Штейн-Марголина, 1976; Lyshede, 1977; Mariani et al., 1988; Яковлева, 1988). Как образуются эти клетки — до сих пор остается неизвестным.

Материал и методика

Формирование слизевых клеток эпидермы листа с применением метода электронной микроскопии изучено у 20 видов двудольных растений, относящихся к разным семействам (см. таблицу).

У большинства видов для фиксации брали среднюю часть листа, выросшего до половины и более своего окончательного размера. У некоторых видов была проведена более дробная фиксация листьев. Так, у *Tilia begoniifolia* фиксировали листья, размеры которых были: 6.5×4.5 (30 % окончательного размера), Особенности некоторых компонентов клеток эпидермы до и после формирования слизевого вместилища

Семейство, вид	Митохондрии		Хлоропласты (включения белка)		Содержимое вакуолей		Клеточные стенки
	молодой лист	зрелый лист	молодой лист	зрелый лист	молодой лист	зрелый лист	молодой лист
Сем. *Fagaceae*							
Quercus robur L.	см	С : см	г	К : г	эп	ов	гкс
Сем. *Betulaceae*							
Betula nigra L.	—	—	—	ог	х	ов	гкс
Corylus avellana L.	см	—	кр	—	эп	С : ов	гкс
Сем. *Ericaceae*							
Erica arborea L.	—	—	—	—	х, ов	ов	гкс
E. canaliculata Andr.	—	—	—	—	ов	ов, с	гкс
Сем. *Salicaceae*							
Salix glauca L.	см	—	ог	ог	эп; х	эп	—
Сем. *Tiliaceae*							
Tilia cordata Mill.	см	С : см	г	С : кр, К : г	х	эп	—
T. platyphyllos Scop.	см	С : см	г	г	х	х, с	гкс
T. begoniifolia Stev.	см	—	г	г	эп, х	—	—
Сем. *Sterculiaceae*							
Theobroma cacao L.	—	К : см	г	г	х	х, ов	гкс
Сем. *Ulmaceae*							
Ulmus glabra f. *pendula* Huds.	см	см	—	—	х	с	—
Сем. *Moraceae*							
Morus alba L.	см	К : см	—	К : г	х	с	гкс
Antiaris toxicaria (Pers.) Lesch	—	—	—	К : г	эп, х	с	гкс
Сем. *Rosaceae*							
Rosa rugosa Thunb.	—	К : см			ов	ов, с	гкс
Сем. *Fabaceae*							
Mimosa pudica L.	см	—	кр	С : кр	ов	ов	—
Сем. *Aceraceae*							
Acer platanoides L.	—	С : см		—	эп	ов	гкс
A. pseudoplatanus L.	—	К : см	ог	ог	х	ов	гкс
Сем. *Hippocastanaceae*							
Aesculus hippocastanum L.	см	—	ог	ог	ов	ов	гкс
Сем. *Rutaceae*							
Phellodendron amurense Rupr.	см	см	кр	К : кр	эп	ов, пр, с	гкс
Сем. *Rhamnaceae*							
Frangula alnus Mill.	—	—	—	—	х	эп, с	—

Примечание. г — белковые включения, ограниченные мембраной; гкс — гранулярные клеточные стенки; К — основные клетки эпидермы; кр — кристаллы белка, находящиеся в строме; ов — плотное осмиофильное вещество; ог — осмиофильные глобулы; С — слизевая клетка; с — слизь; см — серповидная митохондрия; х — осмиофильное хлопьевидное вещество; эп — электронно-прозрачная вакуоль.

7.5×5.5 (40 %), 10×10 (100 %); у *Antiaris toxicaria* — 9 см дл. (30 %), 21.5 (85 %) и 23.5 см (100 %); *Erica arborea* – 0.4 см дл. (60 %), 0.5—0.6 (70 %) и 0.7—0.8 см (100 %); *Erica canaliculata* — 0.4 см дл. (40 %), 0.7 -0.8 (70 %) и 0.9--1.0 см (100 %).

Фиксацию листьев проводили по общепринятой методике: 3%-ным раствором глутарового альдегида и 2%-ным раствором четырехокиси осмия. Материал заливали в аралдит. Просмотр и фотографирование срезов проводили с помощью электронного микроскопа Tesla BS-500.

Окраску плазмалеммы фосфорновольфрамовой кислотой (ФВК) проводили по методике, указанной в работе J.-C. Roland с соавторами (1972).

Гистохимическую реакцию на белки проводили по методике, предложенной N. Belitser с соавторами (1982). Срезы дезосмировали в 0.1%-ном H_2O_2 при комнатной температуре. Опытные образцы выдерживали в 0.5%-ном растворе пропазы на фосфатном буфере (pH 7.5) 2 ч при комнатной температуре.

Для определения каллозы в клеточных стенках *Erica arborea* полутонкие срезы обрабатывали концентрированным раствором едкой щелочи, а затем красили анилиновым синим по методике, рекомендованной для исследования живых и фиксированных пыльников (Цитологическая. . ., 1982; Отбор. . ., 1985). Но в отличие от приведенных в руководствах рекомендаций мы использовали материал, залитый в аралдит, и просматривали срезы не во флуоресцентном микроскопе, а в световом МБИ-3.

Результаты исследований

Ультраструктура клеток эпидермы до образования слизи. В клетках эпидермы листьев, выросших приблизительно до половины своего окончательного размера, слизь отсутствует (табл. I, *1*). К этому времени деление клеток эпидермы прекращается и в основном идет их растяжение, клетки же мезофилла продолжают делиться.

Цитоплазма клеток эпидермы занимает пристенное положение. Нередко встречаются элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума, которые у некоторых видов образуют стопки из 2- 4, а иногда и более цистерн (*Aesculus hippocastanum*). Скопления цистерн в основном наблюдаются вдоль тонопласта.

Митохондрии встречаются довольно часто. Их матрикс просветлен, кристы развиты слабо. Имеются серповидные митохондрии (см. таблицу), которые часто располагаются по периферии вакуолей. Тонопласт вплотную примыкает к вогнутой стороне митохондрии и повторяет ее внутренний изгиб (табл. I, *2*). Такие митохондрии у одних видов сохраняются в слизевых клетках выросшего листа, у других в неслизевых, а у некоторых видов, вероятно, появляются после завершения роста листовой пластинки (см. таблицу).

Пластиды разных размеров, по одной или несколько на срезе, с крахмалом (*Betula nigra*, *Morus alba*), осмиофильными глобулами или белковыми кристаллами (см. таблицу). Белковые кристаллы в пластидах могут быть двух типов: располагающиеся непосредственно в строме или окруженные мембраной (см. таблицу; табл. I, *3*). Пластиды с белковыми кристаллами, как и серповидные митохондрии, встречаются в слизевых и основных клетках эпидермы на разных стадиях развития листа. Нередко пластиды с белком и серповидные митохондрии находятся в одних и тех же клетках. У таких видов, как *Tilia platyphyllos*, *T. cordata*, *T. begoniifolia*, *Mimosa pudica*, белок в пластидах сохранялся в слизевых клетках выросших листьев. У *Quercus robur* и *Corylus avellana* белок в пластидах сохранялся только в основных клетках эпидермы, а у *Morus alba* и *Antiaris toxicaria* белок в пластидах появлялся после завершения роста листовой пластинки и только в основных клетках нижней эпидермы.

Белок может откладываться в виде кристаллов в митохондриях (*Salix glauca*) и в цитоплазме эпидермальных клеток (*Antiaris toxicaria*) (табл. I, *1*).

Основной объем клеток эпидермы занимает центральная вакуоль, которая у многих видов заполняется гомогенным или хлопьевидным осмиофильным веществом (см. таблицу). Отложение осмиофильного вещества в молодых клетках начинается с периферии вакуолей в виде небольших осмиофильных глыбок (табл. I, *4*). Эти глыбки могут увеличиваться в размерах и образовывать сплошное кольцо по периферии вакуоли или заполнять всю вакуоль. У *Antiaris toxicaria* и *Tilia begoniifolia* в вакуолях накапливалось осмиофильное вещество в виде концентрических колец (табл. I, *1*).

Для выявления природы осмиофильного вещества была проведена гистохимическая реакция. Ультратонкие срезы листьев *Erica arborea*, *Loiseleuria procumbens*, *Rosa rugosa*, *Aesculus hippocastanum*, *Acer pseudoplatanus*, *Mimosa pudica*, *Salix glauca* обрабатывали 0.5 %-ным раствором проназы. На срезах, обработанных проназой, растворились: осмиофильное вещество вакуолей (*Erica arborea*, *Loiseleuria procumbens*, *Rosa rugosa*) и осмиофильные пластоглобулы (*Salix glauca*, *Acer pseudoplatanus*, *Aesculus hippocastanum*). Это, вероятно, свидетельствует о белковой природе осмиофильного вещества у данных видов.

У большинства видов в клеточных оболочках эпидермы и мезофилла обнаруживаются рыхлые осмиофильные гранулы (см. таблицу; табл. I, *5*). У *Betula nigra* гранулярные структуры в клеточных оболочках были не у всех клеток эпидермы и мезофилла. У *Morus alba* гранулы были мельче, чем у других видов. Осмиофильные гранулы начинают откладываться после деления клеток.

Вдоль клеточных оболочек бывают видны микротрубочки (*Acer platanoides*, *Rosa rugosa*, *Antiaris toxicaria*).

Формирование слизевых вместилищ. Секреция слизи и формирование слизевых вместилищ начинались, когда клетки эпидермы были близки к завершению роста растяжением. В мезофилле к этому времени клеточные деления заканчивались, но продолжалось растяжение палисадных клеток в радиальном направлении. У *Erica arborea*, *E. canaliculata*, *Antiaris toxicaria* первые слизевые клетки появлялись в листьях, выросших до 70 % (*Erica*) и 85 % (*Antiaris*) их окончательных размеров.

Формирование слизевого вместилища у всех изученных видов происходило одинаково. В цитоплазме активизировался аппарат Гольджи, и между плазмалеммой и оболочкой начинала откладываться слизь (табл. I, *6*; II, *1*). Цитоплазма эпидермальных клеток, которая до этого времени прилегала к клеточной стенке по всему периметру (рис. 1, *1*), по мере накопления слизи в периплазматическом пространстве начинала отставать от внутренней тангенциальной клеточной стенки. В активно секретирующих клетках постепенно сокращался объем центральной вакуоли в результате сдвигания нижнего (базального) слоя цитоплазмы в сторону наружной клеточной стенки (рис. 1, *2*). Довольно часто при этом происходит разрыв сдвигающегося слоя цитоплазмы (рис. 1, *3*; табл. II, *2*), в результате чего вакуоль сообщается с периплазматическим пространством. Иногда происходит и полное разрушение сдвигающегося слоя цитоплазмы. В этом случае вакуоль полностью сливается с периплазматическим пространством.

Окраска ФВК показала, что в строении тонопласта и плазмалеммы практически нет разницы (табл. II, *3*). После завершения секреции слизи цитоплазма в большинстве случаев откладывает новую клеточную стенку, которой она отделяется от слизи (рис. 1, *4*; табл. II, *4*).

У *Tilia begoniifolia* формирование слизевых вместилищ у некоторых клеток начиналось раньше, чем у предыдущих видов (при достижении листом 30 % окончательного размера). Клеточные оболочки в этот период были очень тонкими. Отложение слизи и в этом случае происходило в периплазматическое пространство эпидермальной клетки (рис. 2, *1*). На рис. 2 показаны промежуточный

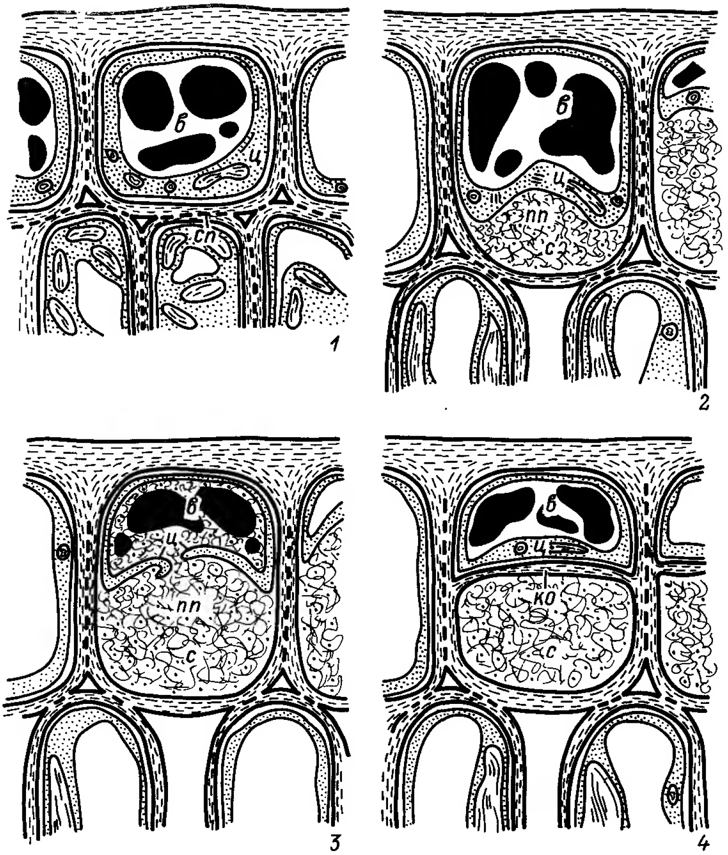


Рис. 1. Последовательные стадии формирования слизевого вместилища (первая модификация).

1 — эпидермальная клетка молодого листа; *2, 3* последовательные этапы сдвигания цитоплазмы; *4* – полностью сформированная клетка. *в* вакуоль; *ко* клеточная оболочка, отделяющая цитоплазму от слизи; *пп* периплазматическое пространство; *с* -- слизь; *сп* — срединная пластинка; *ц* -- цитоплазма.

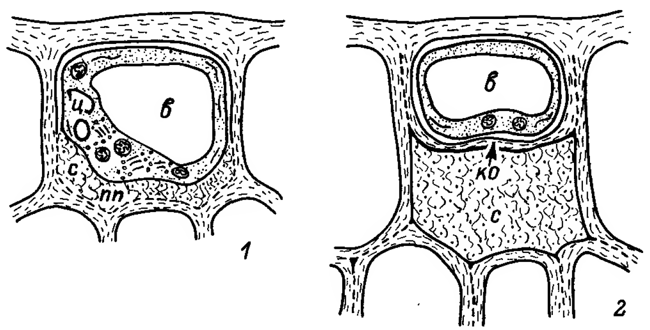


Рис. 2. Формирование слизевого вместилища по типу *Tilia begoniifolia* (вторая модификация).

1 — сдвигание цитоплазмы и отложение слизи в периплазматическое пространство; *2* — полностью сформированная клетка. Обозначения те же, что и на рис. 1.

и конечный результаты формирования слизевого вместилища. В период секреции слизи происходило частичное разрыхление тонкой клеточной оболочки эпидермальной клетки до срединной пластинки. В дальнейшем клеточные оболочки палисадных клеток утолщались и обособлялись и создавалось впечатление, что слизь отложена в межклетнике эпидермы (рис. 2, *2*).

Одновременно с формированием слизевых клеток в эпидерме у изученных видов в листе наблюдались и другие изменения. Так, например, в момент формирования слизевых клеток в проводящих пучках появлялись флоэмные элементы (до этого в проводящих пучках молодых растущих листьев были только ксилемные элементы).

Во время формирования слизевых вместилищ в цитоплазме некоторых видов (*Erica arborea, E. canaliculata, Antiaris toxicaria, Acer platanoides, Morus alba*) происходило перераспределение органелл. До этого они были расположены более или менее равномерно по всему объему эпидермальных клеток. После формирования вместилища органеллы сосредоточивались у внутренней клеточной стенки, отделяющей цитоплазму от слизи.

У некоторых видов в слизеобразующих клетках уменьшались число (*Quercus robur, Tilia begoniifolia*) и размер (*Betula nigra, Morus alba*) хлоропластов, изменялась структура пластид. У *Erica arborea* лейкопласты заменялись хлоропластами с крупными липидными глобулами, у *Quercus robur* в слизевых клетках переставали наблюдаться включения белка в пластидах, у *Ulmus glabra* f. *pendula* и *Antiaris toxicaria* исчезало осмиофильное вещество из полостей тилакоидов.

Из цитоплазмы исчезали кристаллы белка и осмиофильные включения.

Во время формирования слизевых вместилищ в вакуолях начинала появляться слизь. Из вакуолей некоторых видов исчезало осмиофильное вещество (*Quercus robur, Corylus avellana, Erica arborea, Acer platanoides*). На электронных фотографиях было видно, как от осмиофильного вещества отходили нити слизи.

Во время формирования слизевых вместилищ в клеточных оболочках исчезал осмиофильный гранулярный материал. Напротив, во вновь возникающих клеточных стенках, отделяющих цитоплазму от слизи, гранулярный материал появлялся (табл. II, *4*) и так же исчезал после завершения формирования слизевого вместилища.

У *Erica arborea* сжавшаяся цитоплазма отделялась от слизи гомогенной зоной (табл. II, *5*), которая, по-видимому, содержала каллозу. Подтверждением этому служит наблюдение полутонких срезов листьев *Erica arborea* в световом микроскопе, обработанных щелочным раствором анилинового синего. Все клеточные стенки и кутикула окрасились в желтый цвет, что, вероятно, указывает на наличие каллозы.

Почти у всех изученных видов клеточная стенка, отделяющая цитоплазму от слизи, была такой же толщины, что и клеточная стенка всей слизевой клетки.

Обсуждение

Как показали наши исследования, развитие листовой пластинки у видов, имеющих в эпидерме слизевые клетки, в целом совпадает с развитием листьев двудольных растений (Эзау, 1980). Клетки эпидермы прекращают делиться раньше клеток мезофилла. По мере деления последних клетки эпидермы растягиваются.

В вакуолях, цитоплазме или пластидах клеток эпидермы изученных нами молодых растущих листьев часто встречаются отложения белка (осмиофильное гомогенное вещество, кристаллы). Это также отражает общие закономерности развития растительных организмов. Известно, что синтез и отложение белка наиболее интенсивно идут в начале вегетации и на начальных этапах развития листа, с прекращением роста прекращается и накопление в надземных органах азота (Чиков, 1987; Грунина и др., 1989).

Отложение белка в эпидерме листьев изученных видов в основном происходит, когда эти клетки находятся в стадии растяжения. Процесс отложения запасных белков, например в семенах бобовых, также приурочен к фазе растяжения клеток (Моссе, Перполле, 1986).

Синтез и накопление полисахаридов начинаются у большинства изученных видов на конечных этапах формирования листовой пластинки, когда лист достигает 70—80 % своего окончательного размера. Синтез слизи является самостоятельным процессом и происходит при участии аппарата Гольджи, так же как и у высокоспециализированных слизепроизводящих клеток (Данилова, 1974; Мирославов, 1974; Васильев, 1977; Fahn, 1979; Baas, Gregory, 1985; Муравник, 1988).

До и после секреции слизи ультраструктура цитоплазмы слизевых клеток эпидермы практически ничем не напоминает высокоспециализированные слизепроизводящие клетки. Например, в цитоплазме слизепроизводящих клеток довольно часто встречаются лейкопласты с ретикулярной обкладкой, в ядрах имеются кристаллы белка (Мирославов, 1974; Васильев, 1977; Муравник, 1988). Только у *Erica arborea* и *E. canaliculata* до и во время секреции слизи в цитоплазме клеток эпидермы имелись лейкопласты, но без ретикулярной обкладки. Отложений белка в ядрах мы не встретили ни у одного изученного нами вида. Белок, как мы уже указывали, откладывался в вакуолях, цитоплазме или пластидах. После завершения секреции слизи белок может исчезать совсем или появляться в других структурах.

Секреция слизи осуществляется в периплазматическое пространство, иногда и в вакуоль, что характерно и для большинства высокоспециализированных слизепроизводящих клеток (Васильев, 1977; Baas, Gregory, 1985; Муравник, 1988). Во время секреции слизи происходит сдвигание слоя цитоплазмы, прилегающего к внутренней тангенциальной клеточной стенке. Довольно часто при этом происходит разрыв сдвигающегося слоя цитоплазмы,в результате чего нарушаются границы между вакуолью и периплазматическим пространством. Данный процесс возможен в связи с тем, что практически отсутствуют ультраструктурные различия в строении тонопласта и плазмалеммы. Морфологическое сходство тонопласта и плазмалеммы и слияние вакуолей с периплазматическим пространством отмечают J. Heath, M. Heath (1979), А. Е. Васильев, Л. Е. Муравник (1986), E. Gedalovich, T. Kuijt (1987). Не наблюдается различий между тонопластом и плазмалеммой и в масляных клетках у некоторых представителей двудольных растений (Fahn, 1979). В дальнейшем, вероятно, вакуоль восстанавливается, так как в зрелых клетках выросших листьев мы не наблюдали разрывов. Во многих клетках имелась вакуоль и дополнительная клеточная стенка, отделяющая цитоплазму от слизи (Яковлева, 1988).

Довольно часто у многих видов встречаются клетки без вакуоли, в которых цитоплазма отделена от слизи клеточной стенкой (Яковлева, 1988). Происхождение таких клеток, вероятно, также связано с разрывом цитоплазмы и дальнейшей ее деградацией.

В отличие от большинства видов у *Tilia begoniifolia* отложение слизи начиналось в некоторых клетках у листьев, выросших до 30 % своих окончательных размеров. Клеточные оболочки в это время еще очень тонкие. В этом случае во время отложения слизи происходит и частичное разрыхление (а может и растворение) клеточной оболочки эпидермальной клетки до срединной пластинки. О том, что со слизью могут выделяться и гидролитические ферменты, говорят авторы, изучавшие секрецию слизи у высокоспециализированных слизепроизводящих клеток (Данилова, Бармичева, 1980; Муравник, 1988). В данном случае, вероятно, можно предположить, что часть слизи, скапливающейся в периплазматическом пространстве, возникает за счет гидролитического расщепления материала клеточной стенки. Однако и в этом случае основная масса слизи продуцируется аппаратом Гольджи. Подобным образом формируются клетки, отнесенные нами ранее ко 2-му типу слизевых клеток, у которых в области скопления слизи не наблюдается клеточная оболочка (Яковлева, 1988). Мы полагали, что слизь у этих клеток локализуется за клеточной оболочкой. Однако, как показали наши исследования, слизь и в этих клетках секретируется в периплазматическое пространство.

Слизевые клетки, откладывающие слизь в полости клетки (между цитоплазмой и клеточной стенкой), мы предлагаем называть слизесодержащими клетками и различать среди них две модификации. К первой из них относятся все клетки, описанные нами ранее как клетки 1-го типа и имеющие клеточную стенку по всему периметру. Ко второй — клетки, описанные нами как клетки 2-го типа и имеющие клеточную стенку только вокруг протопласта.

Среди клеток 2-го типа встречались и такие, у которых слизь действительно выделялась в межклетники мезофилла и скапливалась на поверхности клеточных стенок и в межклетниках (табл. II, *5, 6*). Такие клетки в отличие от предыдущих мы предлагаем называть слизевыводящими. Слизевыводящие клетки в эпидерме листа у изученных нами видов встречаются крайне редко и отмечены у *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Chamaecyparis lawsoniana* Parl., *Lonicera xylosteum* L., *Persea gratissima* Gaertn., *Swietenia macrophylla* King. Такие клетки встречаются и в мезофилле, например у *Botrychium lunaria*, *Lonicera xylosteum*, *Quercus pubescens* Willd., *Ulmus carpinifolia* Borkh., *Adansonia digitata* L., *Aesculus indica* (Coleb.) Wall.

Следует обратить особое внимание на формирование клеточных стенок. Непосредственно о наличии гранулярного компонента в клеточных оболочках мы встретили в литературе лишь одно упоминание. Клеточные оболочки подобным образом формируются у зеленой водоросли *Platymonas* (Manton, Parke, 1965). P. Albersheim (1975) и M. Ericson, A. Elbein (1980) обнаружили значительное количество оксипролина в первичных клеточных стенках *Acer pseudoplatanus* и *Rosa rugosa*, у видов в клеточных оболочках которых мы встретили осмиофильные гранулы.

Достраивание клеточных стенок, отделяющих цитоплазму от слизи, — явление малоизученное у высших растений. H. Walliczek (1893) изучал формирование слизевых утолщений у целого ряда видов. Везде он отмечал, что слизь поступает от цитоплазмы и лишь после этого отделяется клеточной стенкой, содержащей целлюлозу, слизь же никогда не давала реакции на целлюлозу. Формирование дополнительных клеточных стенок после выделения слизи встречается и у водорослей, например у зиготы *Monostroma grevillei* (Thuret) Wittrock. (Chesnoy, Jonsson, 1973), и при формировании репродуктивных органов (антеридиев) у черноморской бурой водоросли *Cystoseira* Ag. (Данилова, Яковлева, 1974). Цитоплазма материнской клетки антеридия делится на 64 отдельности, каждый формирующийся антерозоид окружается слизью, которая отделяет также и материнскую оболочку. Затем вокруг массы образовавшихся антерозоидов начинает откладываться новая более рыхлая клеточная стенка. В результате получаются две оболочки, разделенные слизистым слоем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Васильев А. Е., Муравник Л. Е.* Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris (Lentibulariaceae)* в связи с секрецией // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 8. С. 1050—1059. — *Грунина Л. К., Романов Г. Г., Овсова Т. А., Костяев В. Я.* Азотфиксация и накопление азота травянистыми растениями в тундре // Сер. препринт «Науч. докл.», Коми НЦ УРо АН СССР, 1989. Вып. 205. 18 с. — *Данилова М. Ф.* Структурные основы поглощения веществ корнем. Л.: Наука, 1974. 205 с. — *Данилова М. Ф., Бармичева Е. М.* Корневой чехлик // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск : Карелия, 1980. С. 331—346. — *Данилова М. Ф., Яковлева О. В.* Электронно-микроскопическое изучение репродуктивных органов черноморской бурой водоросли цистозиры // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по «Морской альгологии—макрофитобентосу». М., 1974. С. 47—49. — *Мирославов Е. А.* Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 120 с. — *Моссе Дж., Пернолле Дж.* Запасные белки семян бобовых // Химия и биохимия бобовых растений. М.: Агропромиздат,

1986. С. 111—192. *Муравник Л. Е.* Ультраструктура пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris (Lentibulariaceae)* в связи с их функцией // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 1. С. 24—33. — *Отбор* растений люцерны с высокой плодовитостью завязи (методические указания). Л.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1985. 35 с. — *Цитологическая* и цитоэмбриологическая техника (для исследования культурных растений). Методические указания. Л.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1982. 118 с. — *Чиков В. И.* Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 188 с. — *Штейн-Марголина В. А.* Некоторые особенности ультраструктуры клеток эпидермиса мимозы // Тез. докл. X Всесоюз. конф. по электронной микроскопии (Ташкент, 1976). М., 1976. Т. 2. С. 372—374. - *Эзау К.* Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т. 2. С. 229—559. — *Яковлева О. В.* Слизевые клетки эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 7. С. 977—987. — *Albersheim P.* The walls of growing plant cells // Sci. Amer. 1975. Vol. 2, N 232. P. 80—95. — *Baas P., Gregory M.* A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34, N 2- 4. P. 167—186. — *Belitser N. V., Zaalischvili G. V., Sytnianskaja N. P.* Ca^{2}-Binding sites and Ca^{2}-ATPase activity in Barley root tip cells // Protoplasma. 1982. Vol. 111. P. 63—78. — *Chesnoy L., Jonsson S.* Etude ultrastructurale du dévelopment du zygote calcicole d'une Chlorophycée marine, le *Monostroma grevillei* (Thuret) Wittrock. // C. R. Acad. Sci. 1973. Vol. 276. Ser. D. P. 299—302. — *Ericson M. C., Elbein A. D.* Biosynthesis of cell wall polysaccharides and glycoproteins // Biochem. Plants. 1980. Vol. 3. P. 589—615. — *Fahn A.* Secretory tissues in plants. London; New York; San Francisco: Acad. Press., 1979. 302 p. — *Gedalovich E., Kuijt T.* An ultrastructural study of the viscin tissue of *Phthirusa pyrifolia* (H. B. K.) Eichler (*Loranthaceae*) // Protoplasma. 1987. Vol. 137, N 2—3. P. 145—155. — *Heath I. B., Heath M. C.* Structural studies of the development of infection structures of cowpea rust, *Uromyces phaseoli* var. *vignae*. II. Vacuoles // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57, N 17. P. 1830—1837. — *Linsbauer K.* Handbuch der Pflanzenanatomie. 1 Abt., Tl. 2: Histologie. Bd IV. Die Epidermis. Berlin, 1930. 284 S. — *Lyshede O. B.* Studies on the mucilaginous cells in the leaf of *Spartocytisus filipes* W. B. // Planta. 1977. Vol. 133. P. 255—260. — *Manton I., Parke M.* Observations on the fine structure of two species of *Platymonas* with special reference to flagellar scales and the mode of origin of the theca // J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1965. Vol. 45. P. 743—754. — *Mariani P., Rascio N., Baldam B.* et al. Epidermal mucilage cells in leaves of *Salix* species // Flora. 1988. Bd 181, Hf 3—4. S. 137—145. — *Metcalfe C. R., Chalk L.* Anatomie of the dicotyledons. Oxford: Clarendon press, 1979. Vol. 1. 276 p. — *Mollenhauer H. H.* The fine structure of mucilage secreting cells of *Hibiscus esculentum* Pods. // Protoplasma. 1967. Vol. 63, N 4. P. 353—362. — *Mollenhauer H. H., Morré D. J.* Golgi apparatus and plant secretion // Ann. Rev. Plant. Physiol. 1966. Vol. 17. P. 27—46. — *Radlkofer L.* Monographie der Sapindaceen Gattung Serjania. München, 1875. 392 S. — *Roland J.-C., Lembi C. A., Morré D. J.* Phosphotungstic acid-chromic acid as a selective electron-dense stain: for plasma membranes of plant cells // Stain Techn. 1972. Vol. 47, N 3. P. 195—200. — *Solereder H.* Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S. — *Walliczek H.* Studien über die Membranschleime vegetativer Organe // Jahrb. Wiss. Bot. 1893. Bd 25. S. 209—277.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 VII 1989.

УДК 582.32(470.324)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 10

Н. Н. Попова

БРИОФЛОРА ЗАПОВЕДНИКА «ГАЛИЧЬЯ ГОРА» И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

N. N. POPOVA. THE BRYOFLORA OT THE «GALICHYA GORA» RESERVATION AND OF ITS NEIGHBOURHOOD

Приводится 140 видов мохообразных, выявленных в заповеднике «Галичья гора» и его окрестностях. Рассмотрены таксономические, экологические, географические особенности бриофлоры данной территории, достаточно полно отражающей своеобразие всей флоры мохообразных известнякового севера среднерусской лесостепи.

Заповедник «Галичья гора» — один из старейших и известных заповедников СССР — отличается рядом уникальных черт. Прежде всего — это заповедник ботанический, организованный в 1925 г. с целью охраны реликтовых природных комплексов известнякового севера среднерусской лесостепи. Обладая минимальной для заповедников площадью (231 га), «Галичья гора» объединяет сеть заповедных урочищ: Морозову гору, Галичью гору, Плющань, Быкову шею, отстоящих друг от друга иногда на 20—30 км и вплотную окруженных сельскохозяйственными угодьями. Поэтому проблема охраны малых заповедных территорий, одна из наименее разработанных, стоит здесь особенно остро.

С открытием для ботанической науки в конце прошлого века В. Я. Цингером и Д. И. Литвиновым скальных и горно-степных видов в долинах р. Дон и ее притоков (Красивая Меча, Быстрая Сосна, Пальна, Воргол и др.) было начато пристальное изучение флоры и растительности известняковых обнажений северо-западной части Липецкой обл. — так называемого Северо-Донского реликтового района. Фундаментальные флористические исследования касались преимущественно сосудистых растений; для споровых компонентов, в частности для мохообразных, не осуществлены даже первичные инвентаризационные работы. Комплексный анализ бриофлоры, наблюдения за ее динамикой позволят более детально оценить современное состояние флоры лесостепи, обосновать перспективы ее дальнейших изменений, обеспечить более глубокий подход к решению проблем устойчивости лесостепных экосистем и регулирования их состояния в условиях заповедного режима.

Исследуемая территория представлена северо-восточными отрогами Среднерусской возвышенности. Наиболее характерные черты данного района определяют известняково-карстовые склоновые местности (Дроздов, Двуреченский, 1987). Особо стоит подчеркнуть ведущую, комплексообразующую роль девонских известняков, которая проявляется во многих чертах рельефа (отвесные скалы, карстовые воронки, пещеры, ниши, трещины, каменистые осыпи и др.), микроклимата (пестрота экологических ниш, связанная с разнообразием экспозиций склонов), внутренних вод (карстовые источники), почв (карбонатность, щебнистость), в формировании особых биогеоценозов.

Неоднократно посещая во время ботанических экскурсий Галичью гору, С. И. Ростовцев, Н. В. Цингер, С. Г. Навашин, В. Н. Хитрово наряду с сосудистыми растениями собирали и мхи. Эти сборы, сохранившиеся в гербарии Киевского университета, включены в сводку E. Zickendrath (1900) — всего 16 видов. Имеется более ранняя работа Л. Ф. Грунера (1873), в которой дается перечень мхов, обнаруженных в окрестностях г. Ельца,— 36 видов. Специальные бриологические исследования отдельных известняковых урочищ были предприняты Н. В. Самсель (1968). Опубликованный ею конспект бриофлоры содержит 94 вида. С учетом дополнений, сделанных в более позднее время сотрудниками «Галичьей горы» А. Я. Григорьевской (1974), С. В. Голицыным и В. И. Даниловым (1977), список мхов для всего региона увеличился до 102 видов. Конкретно для заповедной территории до начала наших исследований было известно около 80 видов мохообразных. Некоторые несоответствия между нашими данными и данными упомянутых авторов связаны с отказом от некоторых опубликованных видов в результате переопределения, а также с теми номенклатурными изменениями, которые приняты по M. Corley с соавторами (1981).

По всей видимости, указанное число видов не отражает фактическое видовое богатство бриофлоры заповедных урочищ, отличающихся чрезвычайным разнообразием местообитаний — сочетанием лесных и степных участков, кустарниковых сообществ, петрофитных группировок, скалистых обнажений, ключей и каменистых русел водотоков. В сборах, носящих, как правило, случайный характер, отсутствуют почти целиком печеночные мхи, представители семейств *Fissidentaceae*, *Plagiotheciaceae*, многие тривиальные виды; к тому же в территориальном отношении район также обследован весьма неравномерно.

Поскольку бо́льшая часть известных по литературе видов представлена гербарными материалами, хранящимися в заповеднике «Галичья гора» и на кафедре высших растений МГУ, нами была использована возможность критического пересмотра некоторых вызывающих сомнение определений, особенно редких видов, подтверждение конкретных местонахождений которых требует особой достоверности. Виды, приводимые Григорьевской (1974) как *Hygroamblystegium fluviatile* (Sw.) Loeske f. *brevifolia* и *Pottia intermedia* (Turnr.) Fürnr. оказались соответственно *Amblystegium serpens* и *Phascum cuspidatum*. К другим видам принадлежат и образцы, указанные в списке Самсель

(1968): *Pseudoleskeella tectorum* (Brid.) Kindb. — к *P. catenulata, Oxyrrhynchium speciosum* (Brid.) Warnst. — к *Brachythecium rutabulum.* Все просмотренные образцы *Seligeria calcarea* оказались *S. pusilla; S. calcarea* найдена только один раз на Морозовой горе (участок VII, на небольшой скале); *Schistidium gracile,* отмечаемый Самсель на гранитном валуне в Шепталином логу, — *S. confertum.* Отнюдь не столь массовым, как указывалось в литературе, является *Thuidium erectum (T. delicatulum),* за который, по-видимому, принимался *T. philibertii,* обильно произрастающий по затененным склонам известняковых урочищ; то же можно сказать относительно *Orthotrichum anomalum,* предпочитающего крупные скалистые выходы известняков и по внешнему облику весьма сходного с *Schistidium apocarpum,* действительно встречаемым повсеместно и на известняковых глыбах, и на рухляке даже в сильно нарушенных местообитаниях.

Часть трудных в определении редких и интересных видов документально, т. е. гербарными образцами, не подтверждены, а повторить их сборы пока не удалось: *Pohlia longicollis* (Hedw.) Lindb. (указывалась для урочищ Воргол и Плющань), *Bryum torquescens* B. S. G., *B. elegans* Nees ex Brid. (Плющань), *B. pendulum* (Hornsch.) Schimp. (Галичья гора), *Barbula acuta* (Brid.) Brid. (Плющань, Чичера), *Pottia lanceolata* (Hedw.) C. Müll. (Галичья гора, Плющань), *Amblystegiella jungermannioides* B. Jacomini (Воргол), *Oxyrrhynchium stockesii* (Turn.) B. S. G., *O. swartzii* (Turn.) Warnst. (Плющань, Красивая Меча, Воргол, Морозова гора). Пока не найдены *Blasia pusilla* L., *Riccardia pinguis* (L.) Gray. (Красивая Меча), *Trichostomum crispulum* Bruch (окрестности г. Ельца). Эти виды в состав бриофлоры нами также пока не включены и анализу не подвергались.

Обобщая результаты ревизии гербарных материалов, личных коллекций (1984—1988 гг.), сборов Н. С. Лаврентьевой, Л. Н. Краснопітановой, в бриофлоре заповедника «Галичья гора» установлено 128 видов мохообразных, а с учетом окрестных известняковых урочищ — 140 видов, причем 13 видов зарегистрировано только вне заповедной территории.

Мохообразные представлены 9 печеночниками из 7 семейств и 8 родов и 131 видом листостебельных мхов из 23 семейств и 63 родов (см. таблицу). По видовой насыщенности выделяются сем. *Bryaceae* (17 видов), *Brachytheciaceae* (16), *Pottiaceae* (12), *Amblystegiaceae, Hypnaceae* (по 11), *Dicranaceae* (9), *Mniaceae* (8), *Thuidiaceae, Grimmiaceae* (по 6), *Fissidentaceae* (5), *Polytrichaceae, Encalyptaceae, Orthotrichaceae* (по 4). Ведущие 13 семейств объединяют 80 % бриофлоры. Наиболее богаты видами роды *Bryum* (11), *Brachythecium* (11), *Amblystegium Plagiomnium* (по 5), *Fissidens* (5), *Hypnum, Encalypta, Orthotrichum, Pohlia* (по 4), *Dicranum, Anomodon, Tortula, Didymodon, Schistidium, Grimmia* (по 3). Семейств, представленных одним видом, — 5, а родов — 35. Для некоторых видов выявлены разновидности: *Tortula ruralis* var. *arenicola* Braithw., *T. muralis* var. *aestiva* Hedw., *Phascum cuspidatum* var. *piliforme* Hedw., *Ceratodon purpureus* var. *graeffii* Limpr.

Одной из наиболее богатых и хорошо изученных является бриофлора Морозовой горы, которая насчитывает 82 вида, из них 8 редких (по литературе было известно около 35 видов). Для сравнения — флора сосудистых растений включает около 700 видов (25 редких и реликтовых). Единичные местонахождения здесь имеют *Fissidens marginatulus, Seligeria calcarea, Rhizomnium punctatum, Schistidium confertum, Bryum creberrimum.* Левый берег р. Дон у Морозовой горы менее высокий, чем на Галичьей горе (до 30 м), менее крутой и более задернованный, однако по разнообразию условий не уступающий правому (нагорные дубравы, лесные балки, крутые скалистые склоны, овраги, карстовые воронки, водно-ледниковые пески, нагорные березняки, кустарниковые и каменистые степи). На территории Морозовой горы выделяется несколько участков с высокой концентрацией бриофлоры: Шепталин лог — 38 видов, Зотов лог — 27, Холодные пещеры — 30, крутой склон долины р. Дон с нагорными березняками и фрагментами скал (участок VII—VIII) — 29 видов.

Урочище Галичья гора являет собой обрывистый правобережный склон долины р. Дон с обнажающимися глыбами плотных девонских известняков. Известняковый обрыв высотой до 50 м под влиянием выветривания разбит глубокими трещинами на отдельные скалы и выступы. Растительность Галичьей горы представлена небольшими участками липовых и дубовых сообществ на крутых склонах долины, кустарниковыми степями на каменистых осыпях, разнотравными и разнотравно-злаковыми степями на более пологих склонах и плато, скальными группировками на известняковых обнажениях. На Галичьей горе зарегистрировано около 700 видов сосудистых растений (27 редких — *Schivereckia podolica* Andrz., *Potentilla tanaitica* Zing., *Ephedra distachya* L. и др.) и 72 вида мохообразных (по литературе — 35). Только здесь отмечены *Porella platyphylla, Plagiomnium medium, Orthotrichum cupulatum, Homalothecium lutescens, Brachythecium reflexum.*

Наиболее сохранившиеся степные сообщества характерны для урочища Быкова шея. Сухие щебнистые склоны балки Сухая Лубна покрыты злаковыми (*Stipa capillata* L., *S. pennata* L., *S. pulcherrima* C. Koch) и разнотравными степями; по западинам встречаются фрагменты кустарниковой растительности; на склонах северо-западной экспозиции — сильно выпасаемые нагорные березняки; вдоль русла высохшей речки — заросли ив и луговая растительность. Флора сосудистых растений, насыщенная ксеротермическими элементами, включает 630 видов, из них 33 редких, например: *Clausia aprica* Korn., *Artemisia armeniaca* Lam., *A. latifolia* Ledeb., *Onosma simplicissima* L., *Ephedra distachya, Potentilla tanaitica.* Бриофлора содержит 49 видов (по литературе - 8). Единичное местонахождение (на северной границе ареала) имеет здесь аридный печеночник *Mannia fragrans*, а также — бореальный *Bryum weigelii.*

Название урочища Плющань связано с правым притоком р. Дон — ключевой речкой Плющанкой, прорезающей лесной массив в его центральной части. Узкое каменистое русло, почти лишенное поймы, обрывистые склоны с нагорными березняками и дубравами, мощные обнажения толстоплитчатых известняков в виде обрывистых прирусловых стенок придают долине горный облик. Плющань — одно из наиболее облесенных заповедных урочищ, отличается высокими показателями флористического богатства как в отношении сосудистых растений (715 видов, редких 22), так и мохообразных (79 видов, по литературе — около 55). Набор разнообразных фитоценозов (березняков, дубрав, степных и луговых группировок), а также каменистых обнажений создает неповторимый эколого-ценотический комплекс. Особое значение имеет сохранившийся на Плющани плейстоценовый березняк (*Betula alba* L., *B. golitsinii* Vassil.) с обилием бореальных элементов как в травяном (*Dendranthema zawadskii, Cardamine trifida, Trifolium lupinaster, Rubus saxatilis* L., *Lilium martagon* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke и др.), так и в моховом покрове (*Hylocomium splendens, Pleurosium schreberi, Dicranum polysetum*). Единичное местонахождение имеет здесь бореальный вид *Dicranella heteromalla.*

Помимо заповедных участков «Галичьей горы» нами обследованы урочища, давно известные по литературе как не менее богатые реликтовой флорой и рекомендуемые к охране — Сокольская гора, нижнее течение р. Воргол, Липовская гора, долина р. Чичеры и ряд других.

Долина р. Воргол от ст. Казаки до с. Нижний Воргол, протяженностью 15 км, — одно из наиболее интересных в ботаническом и ландшафтном отношениях мест в западной части Липецкой обл. С 1983 г. эта территория объявлена заказником. Река Воргол рассекает мощную толщу девонских известняков на значительную глубину — более 50 м, формируя уникальный для равнинных центральных районов каньонообразный горный ландшафт. По обоим берегам реки над крутыми лесистыми склонами (липняки и дубравы) возвышаются скалы (Дерновские кичи, Воронов, Лисий, Конченый камни) со сложной мозаикой форм рельефа, что обеспечивает варьирование большого числа местопроизрастаний. Флора сосудистых растений данного урочища (450 видов, 13 — редких) характеризуется наличием интересных горных папоротников — *Gymnocarpium robertianum* Newn., *G. dryopteris* Newn., *Asplenium trichomanes* L., *A. ruta-muraria* L. Бриофлора долины р. Воргол содержит наибольшее число видов — 85 (по литературе — 41 вид). Только здесь собраны *Conocephalum conicum, Encalypta streptocarpa, Pottia truncata, Plagiomnium undulatum, Timmia bavarica, Neckera pennata, Rhytidium rugosum, Orthotrichum speciosum.* Урочище Воргол отличается высокой концентрацией мхов горной экологии (*Grimmia ovalis, Distichium capillaceum, Seligeria pusilla, Rhynchostegium murale*).

Сокольская гора — совершенно безлесный правобережный участок р. Дон длиной 1.5–2 км, представленный довольно мощными скалистыми обнажениями высотой 40—50 м, расчлененный оврагами. Флора сосудистых растений Сокольской горы очень богата — 545 видов, число мхов, обнаруженных здесь,— всего 19, причем самых обычных, часто встречаемых в сильно нарушенных урочищах. Низкий уровень видового разнообразия объясняется узким экологическим спектром подобных местообитаний. Наиболее характерные виды: *Schistidium apocarpum, Bryum intermedium, Encalypta vulgaris* , образующие плотные подушечки на поверхности и в выемках известняков.

Урочище Липовская гора расположено в 3 км южнее Галичьей горы на правобережье р. Дон. Флора сосудистых растений — 545 видов, 32 редких. Не менее интересна,особенно с бриологической точки зрения, прилегающая долина р. Чичеры с дубравами по склонам, сухими каменистыми степными участками, освещенными скалистыми выходами известняков и песчаников, каменистым руслом речки Чичеры. Вследствие сильной пастбищной нагрузки и непосредственной близости с. Липовка — это одно из наиболее нарушенных урочищ. Его бриофлора включает 45 видов, из редких можно назвать лишь *Cratoneuron filicinum.*

Ниже приводятся данные экологического и географического анализов бриофлоры заповедных участков «Галичьей горы» и близлежащих урочищ, достаточно полно отражающей особенности всей флоры мохообразных известнякового севера среднерусской лесостепи.

По типам местообитаний бриофиты распределены следующим образом: в лесных сообществах (нагорных дубравах, березняках и лесных балках) зафиксировано 86 видов, из них в пойменных ивняках — лишь 12 (*Orthotrichum pumilum, O. speciosum, Leskea polycarpa, Bryum argenteum, Eurhynchium pulchellum* и др.); в степных и кустарниковых сообществах на каменистых склонах — 27 видов (*Brachythecium campestre, B. albicans, Tortula ruralis, Thuidium abietinum, Didymodon rigidulus* и др.). В скально-каменистых местообитаниях выявлено 96 видов, из них 63 вида — на крупных скалистых обнажениях (*Schistidium apocarpum, Orthotrichum anomalum, Tortula muralis, Fissidens pusillus*) и 80 видов — на каменистых осыпях.

В зависимости от приуроченности мхов к условиям увлажнения они подразделены на 3 группы: виды относительно сухих, умеренно влажных и переувлажненных местообитаний. К преимущественно ксерофильным отнесено 38 видов — 29 % (виды родов *Encalypta, Barbula, Didymodon*). Группа более или менее гигрофильных бриофитов насчитывает 13 видов — 9.2 % (*Cratoneuron filicinum, Amblystegium riparium, Calliergonella cuspidata*). Наиболее многочисленными являются мезофиты — 89 видов (61.8 %).

Особенности физико-химических свойств известняковых обнажений, прежде всего высокое содержание карбонатов (до 95 %), обусловливает существенную долю кальцефилов — 44 вида или 31 % (виды рода *Encalypta, Tortula muralis, Didymodon rigidulus, Seligeria pusilla* и др.). Однако значительная пористость девонских известняков, приводящая к обилию таких микрониш (выемок, трещин, заполненных мелкоземом), где доминирующее влияние кальциевого субстрата, резкие колебания температур на поверхностях известняковых глыб, по-разному экспонированных и наклоненных, а также быстрое просачивание влаги и другие факторы сильно нивелированы, — все это обеспечивает количественное преобладание таких экологических типов, как мезофиты, мезо- и эвтрофы, эврифилы. Явных ацидофилов очень немного — 7.7 % (*Dicranella heteromalla, Drepanocladus uncinatus, Ptilidium pulcherrimum* и др.), поселяющихся на основаниях стволов деревьев.

При анализе отношения мхов к характеру субстрата намечаются такие пропорции: напочвенных мхов — 91 вид, причем большая часть (57 видов) предпочитают мелкозем и первичные почвы; на сформированных почвах произрастает 36 видов; на поверхностях известняков и рухляке — по 50, на доломитах – 16, на песчаниках — 19, всего на каменистых субстратах – 94 вида. Значительно меньше мхов связано с древесными субстратами — прикомлевой частью стволов и пнями — 27 видов (*Hypnum pallescens, Pylaisia polyantha* и др.). Помимо бедности эпифитной бриофлоры надо отметить и слабое развитие мхов на стволах деревьев, а также практически полное отсутствие гнилой древесины как субстрата.

Ценотически значимых видов очень немного: в степных сообществах существенный процент покрытия (30—50 %) образуют *Thuidium abietinum, Brachythecium campestre, B. albicans*; по затененным склонам обильны *Rhytidiadelphus triquetrus, Thuidium philibertii.* На северо-восточных склонах правобережья р. Дон (Хризантемова поляна в урочище Плющань) сплошной моховой покров сформирован помимо названных видов бореальными *Hylocomium splendens, Pleurosium schreberi.*

Флора Среднерусской возвышенности, как и других территорий, испытывавших в течение четвертичного периода влияние неоднократных оледенений, содержит в своем составе различные географические и генетические элементы, отражающие соответствующие этапы флорогенеза. Известно, что в силу специфики эволюционного процесса, морфолого-биологических и экологических особенностей бриофитов моховая флора всегда ближе к исходной по сравнению с аналогичной флорой сосудистых растений, вследствие чего исторические и географические связи с бриофлорами других регионов выступают более отчетливо (Бардунов, 1974). Поэтому материалы географического анализа бриофлоры представляют определенный интерес. Однако слабая изученность современных ареалов большинства бриофитов, а также вопросов, связанных с расселением и миграциями мхов, во многом приводит к субъективности как при выделении географических элементов, так и при трактовке их генетического содержания. В связи с этим приводимые данные рассматриваются как традиционная составная часть анализа бриофлоры для общей ориентировки и возможности сопоставления с другими бриофлорами.

В спектре геоэлементов доминирующее положение занимают бореальные виды (39.2 %), однако они характеризуются низкими показателями встречаемости, а их ценотическая роль весьма незначительна. Обширную группу образуют виды, находящиеся вблизи южной границы равнинного ареала: *Pleurosium schreberi, Hylocomium splendens, Callicladium haldanianum, Dicranella heteromalla, Drepanocladus uncinatus, Brachythecium reflexum, B. populeum, B. curtum, Dicranum polysetum, D. scoparium, D. montanum, Bryum pseudotriquetrum, Ptilidium pulcherrimum.* В известняковых урочищах лесостепи они занимают такие экологические ниши, как основания берез, гнилую древесину, мелкозем, избегая скально-каменистых субстратов (за исключением *Rhytidiadelphus triquetrus*).

Неморальные виды (32.8 %) проявляют достаточно высокую активность, встречаясь регулярно и заселяя обнаженную почву (виды рода *Fissidens, Atrichum undulatum, Plagiomnium cuspidatum*), задерновывая склоны оврагов

Список мохообразных заповедника

Виды мохообразных	Урочища											
	М	Г	П	В	Б	С	Л	А	Д	К	Вц	КМ
Mannia fragrans (Balbis) Frye et Clark	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—		—
Conocephalum conicum (L.) Underw.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	
Marchantia polymorpha L.	+	—	+	—	+	—		+	—	—	—	—
Plagiochila asplenioides (L. emend. Tayl.) Dum.	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+
Lophocolea minor Nees	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
L. heterophylla (Schrad.) Dum.	+	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—	—
Ptilidium pulcherrimum (G. Web.) Vainio	+	—	—	—	—		—	—	—	+	—	
Radula complanata (L.) Dum.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Porella platyphylla (L.) Pfeiff.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pogonatum urnigerum (Hedw.) P. Beauv.	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum piliferum Hedw.	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
P. juniperinum Hedw.	+	—	—	+	+	—	+	+	—	+	+	—
Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv.	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
Fissidens bryoides Hedw.	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	—
F. marginatulus Meln.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F. pusillus (Wils.) Milde	—	—	+	+	+	—		+	—	—	+	—
F. exiguus Sull.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
F. taxifolius Hedw.	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—		—
Paraleucobryum longifolium (Hedw.) Loeske	—	—	—	—	—	—		—	—	+	—	—
Dicranum polysetum Sw.	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—
D. scoparium Hedw.	+	—	+	+	—	—	—	—	+	+	+	—
D. montanum (Hedw.) Loeske	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—
Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	
D. varia (Hedw.) Schimp.	+	—	+	—	+	—	+	—	+	+	—	+
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G.	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Encalypta vulgaris Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+
E. rhaptocarpa Schwaegr.	+	+	+		—	—	—	—	—			+
E. spathulata S. Müll.	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—
E. streptocarpa Hedw.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Tortula ruralis (Hedw.) Gaertn.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
T. mucronifolia Schwaegr.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
T. muralis Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+
Pottia truncata (Hedw.) B. S. G.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Phascum cuspidatum Hedw.	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
Barbula unguiculata Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Didymodon rigidulus Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
D. tophaceus (Brid.) Lisa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
D. fallax (Hedw.) Zander	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+
Gyroweisia tenuis (Hedw.) Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Weissia longifolia Mitt.	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—
Schistidium apocarpum (Hedw.) B. S. G.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S. gracile (Schleich.) Limpr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
S. confertum (Funk) B. S. G.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Grimmia ovalis (Hedw.) Lindb.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
G. laevigata (Brid.) Brid.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
G. pulvinata (Hedw.) Sm.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Seligeria calcarea (Hedw.) B. S. G.	+		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. pusilla (Hedw.) B. S. G.	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—
Funaria hygrometrica Hedw.	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	+
Physcomitrium pyriforme (Hedw.) Brid.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils.	+	+	+	+	—	—	+	+	+	—	—	+
Pohlia cruda (Hedw.) Lindb.	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
P. nutans (Hedw.) Lindb.	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	—

Наличие спорогонов	Встречаемость	Субстраты	Экологические типы	Местообитания
–	rr	сп, м	I, Ca	5
–	rr	м	II	8
+	p	м, сп, р	II	3, 10, 11
–	r	м, и, р	II–III	1, 3, 8
–	fq	сп, м, дс, р	II	1, 2, 3, 5, 8, 10
	p	дс, п	II, Ac	1, 3
	r	дс	II, Ac	2, 3
–	r	дс	I–II	1
–	r	м, р	II	8
+	r	сп, м	II	3
+	fq	сп, п	I	2, 5, 6
–	p	сп, п	I	2, 5, 6
+	fqq	сп, м	II	1, 2, 3, 8, 10
+	p	м	II	1, 2, 3
–	rr	м	II	2, 7
+	r	и, р	II	1, 2, 8, 10
	rr	д	II, Ca	8
+	p	м	II	1, 2, 3
–	rr	п	I–II	2
–	r	сп	II, Ac	1, 2, 3
–	r	сп	II, Ac	1, 2, 3
–	r	дс	II, Ac	2
–	rr	дс	II, Ac	1
–	p	м, и, р	II–III, Ca	8, 10, 11
+	fqq	м, сп, и, д, дс, р	I	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11
–	rr	дс	II	2
+	r	м, р	II–III, Ca	1, 2, 8, 10
+	fq	м, р, и	I, Ca	5, 6, 7, 9
+	p	м, р, и	I, Ca	5, 6, 7, 9
+	r	м, р, и	I, Ca	7
–	rr	м, р, и	I, Ca	7, 8
–	fqq	сп, р, и, я	I	2, 5, 6, 7, 8, 9, 10
+	rr	д, дс	II, Ca	1
–	fq	м, р, и	I–II, Ca	7, 8, 9, 10
+	r	м, и	I–II	6, 7
+	p	м	I	4, 6
+	fq	м, и, р, сп	I–II, Ca	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11
+	fq	м, р, и, сп, п	I, Ca	2, 5, 6, 7, 8, 9, 10
–	rr	и	I–II, Ca	8
+	r	и, м, р	II, Ca	10
+	p	и, м, р	I, Ca	7, 8, 9, 10
–	rr	д	II, Ca	1
+	p	р, м	I, Ca	5, 6
+	fqq	и, р, п	I, Ca	1, 2, 5, 6, 7, 9
+	rr	п	I	2
–	rr	гранит	II	3, 10
–	rr	и, п	I	7
–	rr	п	I	2
	r	и, р, п	I, Ca	2, 9
–	rr	и	II, Ca	9
+	r	и, р	II, Ca	7, 8, 9, 10
+	fq	м, сп	II–III	3, 4, 5, 6, 11
+	r	сп	II	6
+	fq	м	II	1, 2, 3, 8, 10, 11
+	r	м, р, сп	II, Ca	1, 2, 8, 10
+	p	сп, дс	I–II	1, 2, 3, 8

Виды мохообразных	Урочища											
	М	Г	П	В	Б	С	Л	А	Д	К	Вц	КМ
P. delicatula (Hedw.) Grout	+	—	—	—		—	+	—	+	—	—	+
P. wahlenbergii (Web. et Mohr) Andr.	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Bryum pallens Sw.	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
S. turbinatum (Hedw.) Turn.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—
B. weigelii Spreng.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
B. intermedium (Brid.) Bland.	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
B. flaccidum Brid.	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	+	—
B. creberrimum Tayl.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. pallescens Schleich. ex Schwaegr.	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
B. pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn.	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
B. caespiticium Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
B. funckii Schwaegr.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+
B. argenteum Hedw.	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	+	—
Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Mnium marginatum (With.) P. Beauv.	+	—	—	+	—	—	+	—	+	—	+	—
M. stellare Hedw.	+	—	—	+	—	—	+	—	+	—	—	+
Rhizomnium punctatum (Hedw.) T. Kop.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T. Kop.	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
P. affine (Bland.) T. Kop.	+	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—
P. medium (B. S. G.) T. Kop.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P. undulatum (Hedw.) T. Kop.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
P. rostratum (Schrad.) T. Kop.	+	—	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—
Timmia bavarica Hessl.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Orthotrichum anomalus Hedw.	—	+	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
O. cupulatum Brid.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
O. speciosum Nees	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
O. pumilum Sw.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hedwigia ciliata (Hedw.) P. Beauv.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwaegr.	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Neckera pennata Hedw.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Homalia trichomanoides (Hedw.) Brid.	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Leskea polycarpa Hedw.	+	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+	+
Pseudoleskeella catenulata (Schrad.) Kindb.	+	+	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—
P. nervosa (Brid.) Nyh.	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	+	+
Anomodon longifolius (Brid.) Hartm.	—	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+	+
A. attenuatus (Hedw.) Schimp.	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—
A. viticulosus (Hedw.) Hook et Tayl.	+	+	+	+	+	—	+	+	—	+	+	—
Thuidium abietinum (Hedw.) B. S. G.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
T. erectum Duby	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+
T. philibertii Limpr.	+	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	+
Cratoneuron filicinum (Hedw.) Spruce	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+
Campylium chrysophyllum (Brid.) J. Lange	+	+	+	+	+	—	+	—	+	—	+	+
C. sommerfeltii (Myr.) J. Lange	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+
Amblystegium serpens (Hedw.) B. S. G.	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
A. tenax (Hedw.) C. Jens.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
A. varium (Hedw.) Lindb.	+	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	+
A. riparium (Hedw.) B. S. G.	—	+	+	—	—	—	+	—	—	+	—	+
A. subtile (Hedw.) B. S. G.	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst.	+	+	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+
D. uncinatus (Hedw.) Warnst.	+	—	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Homalothecium sericeum (Hedw.) B. S. G.	—	+	—	+	—	+	—	+	—	+	—	—
H. lutescens (Hedw.) Robins.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Brachythecium albicans (Hedw.) B. S. G.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Таблица (*продолжение*)

Наличие спорогонов	Встречаемость	Субстраты	Экологические типы	Местообитания
—	p	сп, м, р	II—III, Ca	3, 10, 11
—	r	сп, м	III	1, 2, 11
—	p	сп	II	8, 10
—	r	сп	III	11
—	rr	сп	III	11
+	p	м, сп, р, и	I—II, Ca	1, 2, 6, 7, 9
—	p	м, сп, дс	II	1, 2, 3, 8, 10
+	r	сп, м, дс	II	3
+	fq	сп, м, р, и	I, Ca	1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10
	r	м	II—III, Ca	8, 10
+	fqq	сп, м, р, и	I	1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11
	fqq	м, и, р, сп	I, Ca	2, 5, 6, 7, 9
+	fq	р, м, и	I—II	4, 5, 6, 7, 9
+	r	сп, м	II	2, 8
—	r	м, д	II, Ca	2, 3, 10
—	r	м, д	II	2, 3, 10
—	rr	м	II—III	3
+	fq	сп, м, р, дс	II	1, 2, 3, 8, 10
	p	сп, м, р	II	1, 10
+	rr	сп, р, м	II	10
—	rr	сп, м	II	1
—	p	сп, м, р	II, Ca	1, 2, 3, 8, 10
—	rr	р, м	II, Ca	1, 10
+	p	р, и	I, Ca	7, 9
+	rr	и	I, Ca	7
—	r	дс	I	4
—	r	дс	I	4
—	rr	п	I	2
—	p	сп, р	II	1, 2, 3, 10
—	rr	р	I—II	2, 7, 9
—	rr	р	II	2, 9
—	r	р, дс	II	2, 9
+	p	р, и, дс, п	I—II	1, 2, 3, 4, 9
	p	и, р	I, Ca	2, 7, 8
—	p	и, р, дс, д	I	1, 2, 8, 10
—	p	р, м, и, дс	I—II	1, 2, 3, 8, 10
—	r	р, м, и	I—II	1, 2, 8, 10
—	fq	р, м, и, дс, п	I—II	1, 2, 3, 8, 10
—	fqq	р, м, и, сп, п	I	2, 5, 6, 7, 8, 9, 10
—	p	м, р	II	2, 10
—	fq	м, р	II	1, 2, 3, 10
+	p	и, р, д	II, Ca	2, 10, 11
+	fq	и, р	III, Ca	2, 7, 8, 9, 10
+	p	и, р	II, Ca	2, 8, 10
+	fqq	сп, м, р, и, дс	II	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11
	rr	и	III, Ca	11
+	p	м, р	II	2, 8, 9, 10, 11
—	r	м, р, и, дс	III	11
—	p	м, р	II	1, 2, 3
—	p	сп, р, п, д	III	2, 4, 10, 11
+	r	дс, и	II, Ac	2
—	r	сп, р	III	11
—	p	м, р, и, сп, п	I, Ca	2, 7, 9
—	rr	р	I, Ca	9
—	fqq	р, м, сп, и	I	1, 2, 5, 6, 7, 8, 9, 10

Виды мохообразных	Урочища											
	М	Г	П	В	Б	С	Л	А	Д	К	Вц	КМ
B. glareosum (Spruce) B. S. G.	+		—	+	+	—	—	+	—	+	+	—
B. salebrosum (Web. et Mohr) B. S. G.	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+
B. mildeanum (Schimp.) Schimp. ex Milde	—	+	+	+	+		—		—	+		—
B. rutabulum (Hedw.) B. S. G.	+	+	+		—	—		—			+	+
B. campestre (C. Müll.) B. S. G.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
B. rivulare B. S. G.	+	—	—	—		—	—		+	—		
B. curtum (Lindb.) J. Lange et C. Jens.	—	—	—		—	—	—	—		+	—	
B. reflexum (Starke) B. S. G.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—		—
B. velutinum (Hedw.) B. S. G.	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+		+
B. populeum (Hedw.) B. S. G.	+	—	+	+	+	—	+	—	—	+	—	+
Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout.	—	—		—	—	—		—	+		—	—
Rhynchostegium murale (Hedw.) B. S. G.		—	+	+	—	—		—	+		—	+
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.	+	+	+	+		—	+	+	+	—		+
E. hians (Hedw.) Sande Lac.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Plagiothecium denticulatum (Hedw.) B. S. G.	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	+	
P. succulentum (Wils.) Lindb.	+	—		—	—	—	+	—	+	—	—	—
Taxiphyllum wissgrillii (Garov.) Wijk et Marg.	—	—	—	+	+			—	—		+	—
Callicladium haldanianum (Grev.) Crum	+	—	+	—		—	+		+	+	+	
Pylaisia polyantha (Hedw.) Schimp.	+	+	+	+	—	+		—	—	+	+	
Platygyrium repens (Brid.) B. S. G.		—	+	+		—	—			+	—	—
Homomallium incurvatum (Brid.) Loeske	+	+	+		—	—		—	—	—	—	
Hypnum pallescens (Hedw.) P. Beauv.	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
H. vaucheri Lesq.	+	+	—	—	—			—	—	—	+	
H. cupressiforme Hedw.	+	+				—	—			+	+	—
H. lindbergii Mitt.	+	+	+	+	+		+	—	+	—	+	—
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	+	—	+		—	—	—	—	+	+	+	+
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	—	—	—	+	—	—	—		—	—	—	—
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	+	—	+	+	+		+	—	+	—	+	+
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.	+	—	+	—	—			—	+	—	—	—

с известняковым рухляком (*Thuidium philibertii, Brachythecium campestre*), обрастая известняковые глыбы (виды рода *Anomodon, Pseudoleskeella nervosa, Homalothecium sericeum*), произрастая на коре деревьев (*Orthotrichum pumilum, O. speciosum, Leskea polycarpa*). В качестве эпилитов выступают редкие в лесостепи *Homalia trichomanoides, Neckera pennata,Leucodon sciuroides, Porella platyphylla.*

Арктоальпийский элемент (*Encalypta rhaptocarpa, Hypnum vaucheri, Ditrichum flexicaule, Grimmia ovalis* и др.) составляет 4.2 %. Закономерно, что арктоальпийцы тяготеют к каменистым субстратам и являются преимущественно кальцефитами. В целом число видов «горной» экологии, т. е. связанных происхождением с горными странами, а в экологическом плане — приуроченных к каменистым обнажениям, велико — 35 %. Причем они представлены разными геоэлементами: бореальным (13 видов — *Seligeria calcarea, S. pusilla, Timmia bavarica, Rhytidium rugosum, Brachythecium reflexum, Cratoneuron filicinum* и др.), неморальным (14 видов — *Grimmia laevigata, Mnium marginatum, Rhynchostegium murale, Homalia trichomanoides*), аридным (7 видов — виды рода *Encalypta, Tortula muralis* var. *aestiva*), эвриголарктическим (9 видов — *Thuidium abietinum, Schistidium apocarpum, Grimmia pulvinata, Barbula unguiculata, Bryoerythrophyllum recurvirostre*).

Аридных, вернее степных, видов значительно меньше, чем следовало ожидать с учетом специфики местообитаний — 9.3 % (*Pottia truncata, Phascum cuspidatum, Didymodon rigidulus, Weissia longifolia*). Как правило, это «верные» виды освещенных известняковых скал и рухляка, кроме того, они присущи степным

Таблица (*продолжение*)

Наличие спорогонов	Встречаемость	Субстраты	Экологические типы	Местообитания
–	p	р, и, сп	I	2, 5, 6, 7, 9
+	fq	р, и, сп, дс, м, д	II	1, 2, 3, 8, 10
–	p	м, р, п	II—III	1, 2, 3, 10, 11
+	p	м, р, п	II—III	2, 1, 3, 10, 11
+	fqq	м, сп, р, и, дс	I—II	1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10
–	r	сп, м	II	3
+	r	дс	II	2
+	rr	м	II	10
+	p	м, р, дс	II	1, 2, 3, 8, 9, 10
+	p	м, п	II, Ca	2, 3, 8, 10
—	rr	д	II	1
–	p	и, д	II—III, Ca	8, 10
+	fq	м, р, и, дс, д	II	1, 2, 3, 7, 8, 9, 10, 11
+	fq	м, р, и, дс	I—II	1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10, 11
+	r	дс	II	1, 2, 3
—	r	дс	II	1, 2, 3
—	r	и, дс	II, Ca	8, 10
—	r	дс	II, Ac	1, 2, 3
+	fq	р, дс	I—II	1, 2, 3, 10
—	r	дс, р	I—II	1, 2, 10
+	r	и, р	III, Ca	2, 10, 11
+	fq	р, дс	II	1, 2, 3, 10
—	r	и, р	I, Ca	2, 7, 9
–	r	м, и, п	II	1, 2, 3, 10
—	p	м, и, р, сп, д	III	1, 2, 3, 10, 11
—	r	сп, дс	II, Ac	1, 2, 3
—	rr	м, сп	II	7, 9
—	fq	м, р, и	II	1, 2, 3, 8, 10
–	r	сп, д	II, Ac	1, 2, 8, 10

Примечание. Урочища: М — Морозова гора, Г — Галичья гора, П — Плющань, В — Воргол. Б — Быкова шея, С — Сокольская гора, Л — Липовская гора, А — Аргамач-Пальна, Д — Долгое, К — Каменный лес, Вц — Воронец, КМ — Красивая Меча. Субстраты: м — мелкозем и первичные почвы, сп — сформированные почвы, дс — древесные субстраты, и — известняки, р — известняковый рухляк, д — доломиты, п — песчаники. Местообитания: 1 — нагорные дубравы на крутых известняковых склонах, 2 — нагорные березняки, 3 — лесные балки, 4 — пойменные ивняки, 5 — кустарниковые степи на склонах средней крутизны, 6 — каменистые степи, 7 — освещенные скалистые обнажения, 8 — затененные скалы, 9 — освещенные каменистые осыпи, 10 — затененные каменистые осыпи, 11 — каменистые русла водотоков, берега ручьев и речек. Экологические типы: I — относительно сухие, II — умеренно влажные, III — переувлажненные местообитания; Ca — кальцефиты, Ac — ацидофилы. Встречаемость: rr — очень редкие виды (1 местонахождение), r — редкие (2—5), p — виды, встречающиеся местами (5—15), fq — частые (15—25), fqq — виды, распространенные повсеместно.

сообществам на каменистых склонах. На долю широко распространенных, экологически пластичных эвриголарктических видов (включая космополиты) приходится около 16 %.

Из числа выявленных в бриофлоре заповедника и его окрестностей видов только 30 являются частыми, более или менее постоянными во всех обследованных урочищах (учет проводился по 25 урочищам возвышенной части донского правобережья в пределах Липецкой обл.). Наиболее активными, массовыми являются *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus*, *Tortula ruralis*, *Brachythecium campestre*, *Schistidium apocarpum*, т. е. в основном эвриголарктические виды. Единичные местонахождения имеют 29 видов, они перечислены при характеристике конкретных бриофлор; 43 вида — относительно редкие (2—4 местонахождения), остальные бриофиты имеют рассеянное распространение — 5—15 местонахождений. Достаточно велик процент мхов, размножающихся спорами (48 %), это преимущественно виды скально-каменистых местообитаний.

Поскольку охрана редких видов мохообразных неразрывно связана с проблемой охраны природных экосистем в целом, поиск ботанически ценных объектов и обоснование их охраны целесообразно проводить и с учетом их бриофлористической насыщенности. Необходимо включение в заповедную территорию таких урочищ, как Сокольская гора, Липовская гора и Чичера, Аргамач—Пальна (37 видов мохообразных, из них редкий кальцефильный гигрофит *Amblystegium tenax*); Воронец (49 видов, редкий арктоальпийский *Ditrichum flexicaule*), а также расширение охраняемых площадей в урочище Плющань, долине р. Воргол.

На наш взгляд, заслуживает охраны такое интересное в ландшафтном отношении урочище, как Каменный лес (правобережье р. Свишни у с. Стегаловка Долгоруковского р-на) с редким в лесостепи останцово-водораздельным типом местности, представленным отдельными крупными валунами плотных нижнемеловых песчаников среди нагорных березняков и дубрав. Общее число мохообразных — 50, наибольший интерес представляют горные и арктоальпийские *Paraleucobryum longifolium*, *Hedwigia ciliata*, *Grimmia laevigata*. Заслуживает внимания урочище Долгое (на правобережье р. Дон у с. Данкова) с нагорными березняками и дубравами по склонам оврага и донского берега с обнажениями доломитов. Здесь обнаружено 46 видов мхов, среди них редкий неморальный горный вид *Gyroweisia tenuis*, бореальный *Cirrhyphyllum piliferum*, арктоальпийский *Tortula mucronifolia*. Кроме того, ряд интересных и редких видов обнаружен в нижнем течении р. Красивой Мечи (всего 51 вид, среди них редкий неморальный *Fissidens exiguus* и аридный кальцефит *Didymodon tophaceus*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бардунов Л. В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука. 1974. 167 с. — *Голицын С. В., Данилов В. И.* Флора Быковой шеи и Плющани // Материалы к познанию природы Галичьей горы. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1977. С. 23—43. — *Григорьевская А. Я.* К флоре мхов и лишайников Галичьей горы и Плющани // Науч. зап. Воронеж. отд-ния Всесоюз. ботан. о-ва. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1974. С. 18—21. — *Грунер Л. Ф.* Список растений, собранных близ г. Ельца // Тр. о-ва испыт. природы Харьков. ун-та, 1873. Т. 7. — *Дроздов К. А., Двуреченский В. Н.* Долинно-речные ландшафты известнякового севера Среднерусской возвышенности // Долинно-речные ландшафты среднерусской лесостепи. Воронеж, 1987. С. 58- 165. - *Самсель Н. В.* Материалы к бриофлоре Северо-Донского реликтового района // Морфология высших растений. М.: Наука, 1968. С. 101- 128. — *Corley M. F. V., Crundwell A. C., Düll R.* et al. Mosses of Europe and Azores: an annotated list of species, with synonyms from recent literature // J. Bryology. 1981. N 11. P. 609—689. — *Zickendrath E.* Beiträge zur Kenntnis der Moosflora Russlands // Bull. Soc. Nat. Moscou, Nouv. Ser., 1900. T. 14, N 3. P. 241—366.

Воронежский государственный университет.

Получено 16 XII 1988.

УДК 581.44

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 10

И. В. Борисова, Т. А. Попова

РАЗНООБРАЗИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНО-ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ПОБЕГОВ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВ

I. V. BORISOVA, T. A. POPOVA. THE DIVERSITY OF THE SHOOT FUNCTIONAL ZONAL STRUCTURE IN PERENNIAL HERBS

Выявлено 5 типов функционально-зональной структуры побегов у растений с симподиальным нарастанием, 2 типа у многолетних монокарпиков и 1 тип с двумя вариантами у растений с моноподиальным нарастанием. Такое разнообразие структуры побегов обусловлено выпадением отдельных или нескольких зон и вследствие этого различными их комбинациями у растений разных видов.

В связи с углубленным изучением жизненных форм растений, особенно архитектурных моделей, исследователи стали обращать внимание на функционально-зональную структуру побегов (Серебрякова, 1971, 1977; Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Павлова, 1986; Мусина, 1986; Станикзай, 1988, и др.).

Структурной единицей многолетних трав с симподиальным нарастанием, как известно, является монокарпический побег (Серебряков, 1952), который завершается верхушечным цветком или соцветием. Структурной единицей многолетних трав с моноподиальным нарастанием, по Т. И. Серебряковой и Л. В. Петуховой (1978), служит «элементарный побег» в понимании И. А. Грудзинской (1960) и Л. Е. Гатцук (1974), который функционально соответствует монокарпическому побегу симподиально нарастающих трав.

Для побегов трав с симподиальным нарастанием (Серебрякова, Петухова, 1978; по Троллю) можно выделить 4 структурно-функциональных зоны: зону возобновления (ЗВ), зону торможения (ЗТ), зону обогащения (ЗО) и верхушечный цветок (ВЦ). Подобные же структурно-функциональные зоны были описаны Т. И. Серебряковой с соавторами (Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Павлова, 1986) у розеточно-моноподиальных трав (рис. 1, *Б*). В нижней части зоны возобновления авторы выделили дополнительно еще одну зону – нижнюю зону торможения (НЗТ), где боковые почки либо не закладываются, либо закладываются, но не всегда реализуются. Однако существуют растения, у побегов которых имеется еще одна зона торможения — верхняя (ВЗТ). В связи с этим ЗТ (по Троллю) становится уже средней (СЗТ). Таким образом, полный ряд структурно-функциональных зон можно представить «формулой» (термин Т. И. Серебряковой с соавторами): НЗТ→ЗВ→СЗТ→ЗО→ВЗТ→ВЦ.

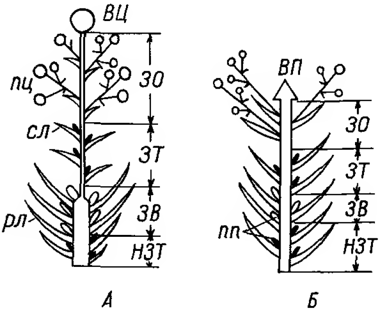


Рис. 1. Схемы функционально-зональной структуры побегов многолетних трав с симподиальным нарастанием (*А*) и моноподиальным нарастанием (*Б*) (по: Серебрякова, Павлова, 1986).

НЗТ — нижняя зона торможения, *ЗВ* — зона возобновления, *ЗТ* — зона торможения, *ЗО* — зона обогащения, *вц* — верхушечный цветок (соцветие), *вп* — верхушечная почка; *пп* — пазушные почки: *светлые* — в зоне возобновления, *черные* — в зоне торможения; *рл* — розеточный лист; *сл* — стеблевой лист; *пц* — пазушный цветок (соцветие) текущего года.

Нижняя зона торможения (НЗТ) находится в базальной части побега, расположена всегда в почве. Она либо не имеет почек возобновления, как у побегов некоторых осок (Алексеев, Новиков, 1968), либо несет резервные (спящие) боковые почки, которые впоследствии прорастут или отомрут.

Зона возобновления (ЗВ) находится тоже в почве выше НЗТ. Здесь закладываются боковые почки возобновления, из которых развиваются монокарпические побеги следующего порядка.

Средняя зона торможения (СЗТ) расположена как в почве, так и над нею (геофиты) либо только над нею (гемикриптофиты). Она, как правило, не имеет боковых почек или они отмирают, не реализуясь в побеги. Таким образом, эта часть побега, несущая переходные и настоящие зеленые листья, выполняет только функцию фотосинтеза.

Зона обогащения (ЗО) представляет собой разветвленный участок побега и несет боковые вегетативные или генеративные (или те и другие) побеги второго и более высоких порядков и расположена в надземной части, как и все последующие зоны. Ее функции — фотосинтез и репродукция.

В верхней зоне торможения (ВЗТ), как правило, боковые почки в пазухах листьев не закладываются. Как и СЗТ, она выполняет функцию фотосинтеза.

Верхушечный цветок или простое соцветие (ВЦ) венчают монокарпический побег. Основная функция этой части побега репродуктивная.

Нами изучено строение побегов у 73 видов многолетних трав из разных семейств, произрастающих в ксерофильных редколесьях из *Amygdalus bucharica*,[1] *Acer turkestanicum*, *A. regelii* и *Zizyphus jujuba* на южном склоне Гиссарского хр., в ущелье р. Кондара. Природные условия, флора и растительность этого района охарактеризованы в сводке «Ущелье Кондара» (1951).

Изученные виды принадлежат к растениям с симподиальным типом нарастания побегов, многолетним монокарпикам и растениям с моноподиальным типом нарастания. Побеги их имеют различную функционально-зональную структуру.

У растений с симподиальным типом нарастания выделено 5, у многолетних монокарпиков – 2 и у растений с моноподиальным нарастанием 1 тип (с 2 вариантами) функционально-зональной структуры побегов.

Растения с симподиальным типом нарастания побегов

I тип: НЗТ→ЗВ→СЗТ→ЗО→ВЗТ (рис. 2, *I*). На побегах растений этого типа выражены все структурно-функциональные зоны,[2] кроме самой верхней (ВЦ). Здесь нет завершающего побег цветка или соцветия, так как побеги их моноциклические с открытой верхушкой, которая в конце концов израстает. К этому типу относятся: *Astragalus mirabilis*, *A. sieversianus*, *Lathyrus mulkak*, *Polygonatum sewertzowii*, *Vicia tenuifolia*. ВЗТ у них обычно небольшая (несколько узлов). У *V. tenuifolia* и *Lathyrus mulkak* она заканчивается усиками, а у отдельных слаборазвитых побегов *Polygonatum sewertzowii* может быть не выражена.

II тип: НЗТ→ЗВ→СЗТ→ЗО→ВЦ (рис. 2, *II*). Побеги растений этого типа не имеют ВЗТ (модель структуры побегов, по Троллю). Сюда относится самая большая группа растений: *Achillea filipendulina*, *Alcea nudiflora*, *Anchusa italica*, *Asyneuma argutum*, *Cousinia integrifolia*, *C. umbrosa*, *Phlomoides hissarica*, *Ph. tadschikistanica*, *Galium pamiroalaicum*, *Hypericum perforatum*, *Inula macrophylla*, *Melandrium turkestanicum*, *Trigonella lipskyi*, *Origanum tittanthum*, *Ostrowskia magnifica*, *Polychrysum tadshikorum*, *Potentilla kulabensis*, *P. transcaspia*, *Poterium polygamum*, *Prangos pabularia*, *Pseudosedum longidentatum*, *Pyrethrum partenifolium*, *Salvia sclarea*, *Solenanthus circinnatus*, *Scabiosa songarica*, *Trichodesma incanum*, *Valeriana ficariifolia*.

В этом типе можно выделить 2 варианта побегов. У части видов (*Poterium polygamum*, *Prangos pabularia* и др.) в ЗО побеги второго порядка только генеративные. У других (*Alcea nudiflora*, *Hypericum perforatum*, *Galium pamiroalaicum* и др.) нижние побеги обогащения вегетативные, а верхние — генеративные. Однако четкой границы между этими вариантами нет. Все побеги второго порядка в ЗО являются или генеративными, или скрытогенеративными (в неблагоприятные годы увеличивается число вегетативных, а в благоприятные — число генеративных побегов).

III тип: НЗТ→ЗВ→ЗО→ВЦ (рис. 2, *III*). У побегов растений этого типа не выражены СЗТ и ВЗТ. Относящиеся сюда виды: *Anemone baissunensis*, *A. tschernjaewii*, *Bongardia chrysogonum*, *Carex turkestanica*, *Prangos bucharica*, *Ranunculus tenuilobus*, т. е. все это — эфемероиды. Рост их побегов происходит быстро, в течение 2–3 месяцев.

---

[1] Латинские названия растений приведены в основном по С. К. Черепанову (1981).

[2] Далее вместо термина «структурно-функциональная зона» мы будем для упрощения употреблять слово «зона».

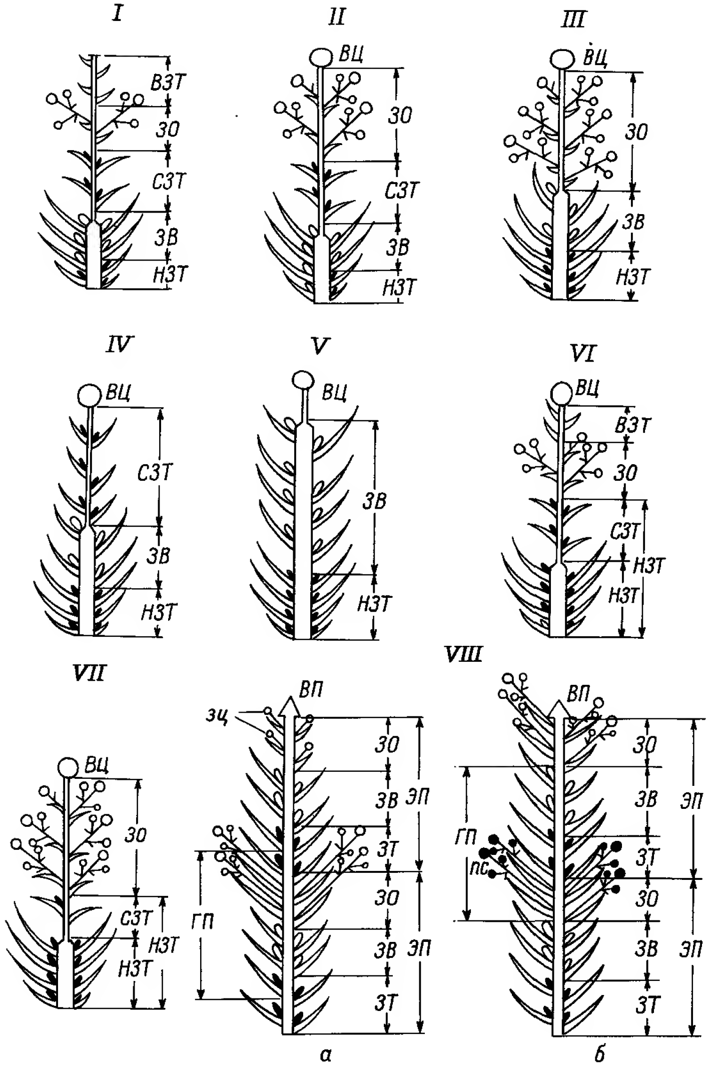


Рис. 2. Схемы различных типов (*I—VIII*) функционально-зональной структуры побегов многолетних трав (объяснения в тексте).

СЗТ — средняя зона торможения, *ВЗТ* — верхняя зона торможения, *ЭП* — элементарный побег, *ГП* — годичный побег, *зц* — зачаток цветка (соцветия), *пс* — прошлогоднее соцветие. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

IV тип: НЗТ→ЗВ→СЗТ→ВЦ (рис. 2, *IV*). Здесь отсутствуют 2 зоны — ЗО и ВЗТ. Этот тип представлен в основном злаками: *Dactylis glomerata, Hordeum bulbosum, Poa bactriana, P. bulbosa,* а также некоторыми представителями разнотравья: *Delphinium semibarbatum, Dictamnus tadshikorum.* Побеги их заканчиваются простыми безлистными соцветиями.

V тип: НЗТ→ЗВ→ВЦ (рис. 2, *V*). Это группа растений с простыми (специализированными) побегами, лишенными не только СЗТ и ВЗТ, но и ЗО: *Allium darvasicum, A. flavellum, A. hissaricum, A. jodanthum, Carex pachystilis, Eremurus comosus, E. olgae.* Это в основном эфемероидные розеточные растения с ди- и полициклическими побегами.

Итак, у побегов поликарпических растений с симподиальным типом нарастания во всех случаях присутствуют 2 структурно-функциональные зоны — НЗТ и ЗВ. Состав остальных зон различен.

Монокарпические многолетние растения

Особь растений этой жизненной формы можно представить как один полициклический монокарпический побег. Такие растения стоят ближе к предыдущей группе типов побегов. Для них характерны 2 типа функционально-зональной структуры.

VI тип: НЗТ→ЗО→ВЗТ→ВЦ (рис. 2, *VI*). В связи с тем что у этих побегов ЗВ отсутствует, НЗТ и СЗТ сливаются, образуя одну НЗТ. К этому типу относятся *Cousinia radians* и *Tragopogon krascheninnikovii*.[3] В случае потери растением верхушечной почки (что в данных условиях встречается нередко) в НЗТ возникает ЗВ, и побеги приобретают полный набор зон.

VII тип: НЗТ→ЗО→ВЦ (рис. 2б, *VII*). Эта группа растений имеет побеги, на которых отсутствуют 2 зоны — ЗВ и ВЗТ, а НЗТ и СЗТ, как и в предыдущем случае, сливаются в одну. Для этих побегов характерна растянутая ЗО, занимающая всю или почти всю их надземную часть. В эту группу входят многие многолетние монокарпики: *Cousinia refracta, Elaeosticta allioides, E. bucharica, E. hirtula, Ferula kokanica, F. kuhistanica, F. eugenii, Galagania fragrantissima, Handelia trichophylla, Korshinskya olgae, Pimpinella korovinii, Scorzonera bracteosa.* В случае потери растением верхушечной почки, как и у растений VI типа, образуется ЗВ, и побеги приобретают структуру, подобную побегам растений II типа (модель структуры побегов, по Троллю).

Таким образом, многолетние монокарпические травы менее разнообразны по функционально-зональной структуре побегов, чем поликарпические травы.

Растения с моноподиальным типом нарастания побегов

Т. И. Серебрякова и Н. Р. Павлова (1986 : 157) показали, что ЗВ элементарного побега этих трав — участок с вегетативными почками, ЗТ — участок с нижезнеспособными (или спящими) почками, ЗО — с генеративными (иногда с вегетативными) побегами. Заканчивается элементарный побег, в отличие от монокарпического, не цветком или соцветием, а всегда вегетативной верхушечной' почкой (ВП).

Здесь выявлен только один тип функционально-зональной структуры побегов.

VIII тип: ЗТ→ЗВ→ЗО→ВП (рис. 2, *VIII*). Этот тип побегов представлен 2 вариантами, отличающимися не структурно, а ритмологически.

1-й вариант объединяет эфемероидные виды с одной (*Onobrychis grandis, Scorzonera hissarica*) и длительновегетирующие виды с двумя (*Coronaria coriacea, Lindelofia macrostyla, Rosularia paniculata*) генерациями листьев.

Элементарные побеги у них по границам почти равны годичным (рис. 2, *VIIIа*). Однако особенностью их является то, что генеративные побеги закладываются на годичных приростах предыдущего года, а цветут в следующем году, т. е. элементарные и годичные побеги расходятся во времени.

2-й вариант этого типа также объединяет виды с одной (*Astragalus hissaricus, Gentiana olivieri*) и двумя (*Plantago lanceolata* subsp. *mediterranea*) генерациями листьев. Элементарные побеги здесь тоже смещены во времени, но не на целый, а на часть года (рис. 2, *VIIIб*). Генеративные побеги закладываются в зимующей почке, а развиваются в текущем году.

Генеративные побеги у растений 1-го варианта всегда сильно облиствены, а у растений 2-го варианта специализированные или очень слабо облиствены.

У растений с моноподиально нарастающими побегами решающую роль играет ритмика, поэтому у них имеется много мелких отклонений от типичных вариантов VIII типа.

---

[3] Двулетник озимого происхождения, т. е. отрастает осенью и через год цветет.

Следует отметить, что если набор структурно-функциональных зон побегов определенный у каждого вида, то протяженность каждой зоны (число узлов) индивидуальна не только для видов, но и для отдельных побегов особи. Так, НЗТ может быть растянута у растений с корневищными побегами (осоки) и очень короткая у растений с безрозеточными побегами (*Dictamnus tadshikorum*, *Euphorbia sogdiana*). ЗВ чаще всего составляет один—несколько (немного) узлов (виды рода *Phlomoides*, *Delphinium semibarbatum* и др.), но у некоторых видов (корневищные луки, дерновинные злаки) она достаточно велика. СЗТ у побегов большинства представителей многолетних трав содержит много узлов (от 10 у *Ostrowskia magnifica* до 18— 20 у *Achillea filipendulina*), у некоторых видов она совсем не выражена (III тип). ЗО отсутствует у видов IV и V типов побегов, а у других растянута до 60 узлов (*Polygonatum sewertzowii*, *Asyneuma argutum*). ВЗТ у большинства видов нет, а у растений I и VI типа побегов она представлена всего несколькими узлами. Зона ВЦ отсутствует у побегов растений I и VIII типов, в других типах величина ее зависит от характера соцветия.

Таким образом, функционально-зональная структура побегов многолетних трав многообразна. Чем можно это объяснить? Основных причин, по-видимому, три: 1) различие типов побегов по форме и ритму роста, 2) по длительности жизни и 3) различие числа и состава структурно-функциональных зон.

Выводы

У изученных видов многолетних трав выделено 8 типов функционально-зональной структуры побегов. По-видимому, число их увеличится по мере изучения бо́льшего количества объектов.

Наибольшее число видов по структуре побегов относится к II типу (модель Тролля).

Полный ряд структурно-функциональных зон у многолетних трав с неповрежденными побегами выявить не удалось. Однако при повреждении верхушечной почки побега у многолетних монокарпиков (VI тип) он проявляется. У примитивного полукустарничка *Centaurea squarrosa* также отдельные побеги имели полный ряд зон.

Наименьшее число структурно-функциональных зон отмечено у побегов растений V типа, наибольшее — у побегов растений I и II типов.

Набор структурно-функциональных зон и протяженность (число узлов) каждой зоны в какой-то мере определяет габитус побега.

Данные о зонально-функциональной структуре побегов могут быть полезны для установления корреляции: структуры и ритмики развития побегов, структуры и темпов роста побегов и для выявления степени сформированности зимующих почек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е., Новиков В. С. Морфология побегов осок подрода *Vignea* (P. Beauv.) Kirsch. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 4. С. 34—46. — *Гатцук Л. Е.* Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100 113. — *Грудзинская И. А.* Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968—978. — *Мусина Л. С.* Побегообразование и жизненные формы многолетних трав семейства *Asteraceae* // Жизненные формы в экологии и систематике растений. Межвуз. сб. науч. тр. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1986. С. 64—65. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с. — *Серебрякова Т. И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112—128. — *Серебрякова Т. И., Павлова Н. Р.* Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla (Rosaceae)* // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 2. С. 154—167. — *Серебрякова Т. И., Петухо-*

ва Л. В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых Розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 51 66. — *Станикзай Абдул Хади.* Биологические особенности гармалы обыкновенной (*Peganum harmala* L.): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1988. 16 с. — *Ущелье* Кондара (опыт биологической монографии). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 421 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.

Ботанический институт им В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 II 1990.

УДК 634.733 : 581.44 : 630*907.2

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 10

А. В. Кравченко

О ВТОРОЙ ГЕНЕРАЦИИ ПОБЕГОВ У ЧЕРНИКИ (*VACCINIUM MYRTILLUS, ERICACEAE*)

A. V. KRAVCHENKO. ON THE SECOND GENERATION OF SHOOTS IN *VACCINIUM MYRTILLUS (ERICACEAE)*

Приводятся данные об образовании пролептических побегов у черники и зависимости этого явления от погодных условий в течение вегетационного периода и рекреационных нагрузок. Установлено, что пролептические побеги чаще формируются у молодых парциальных кустов, а также на побегах замещения. У травмированных при вытаптывании парциальных кустов пролептические побеги являются частью регенерационной системы поврежденных кустов.

Черника *Vaccinium myrtillus* L. — многолетний листопадный вегетативно-подвижный кустарничек из сем. *Ericaceae*, широко распространенный в Голарктике. Часто черника играет ведущую фитоценотическую роль в живом напочвенном покрове многих типов леса, лесных болот, вторичных сообществ. Плоды и листья черники — ценное лекарственное сырье, плоды, кроме того, имеют пищевое значение. В связи с этим чернике посвящена обширная литература (Warming, 1912; Розанова, 1934; Авдощенко, 1949; Серебряков, 1954; Ritchie, 1956; Баландина, Вахрамеева, 1980; Тяк, 1984, и др.). Однако ряд сторон биологии и экологии черники изучены недостаточно. Так, мало внимания уделялось образованию пролептических побегов и вторичному цветению. В связи с усилением антропогенного пресса на природу феномен образования пролептических побегов, в значительной мере определяющий регенерационные возможности черники при повреждении побегов тем или иным видом человеческой деятельности, представляет особый интерес. Это и послужило основанием для проведения настоящих наблюдений.

Материал и методика

Изучение пролептических побегов у черники проводилось на о-ве Валаам, расположенном в северной части Ладожского озера (Карельская АССР). Климат здесь характеризуется продолжительной относительно мягкой зимой и коротким прохладным летом, высокой влажностью воздуха и достаточным количеством осадков. Средняя годовая температура воздуха +3.4 °C. Средний срок наступления последнего весеннего заморозка — 11.V, первого осеннего — 17.X. По сравнению с материковым побережьем Ладожского озера на о-ве Валаам последний заморозок отмечается на 1–2 недели раньше, первый — на 2—3 недели позже, что благоприятствует развитию растений в связи с более длинным безморозным периодом. Среднегодовое количество осадков — 593 мм, в теплое время года выпадает 69 % осадков (Справочник. . ., 1965, 1968). 1988 г. отличался теплой погодой с умеренным количеством осадков (рис. 1). Последний весенний заморозок зарегистрирован 20 V, первый осенний 15 IX. Начиная с III декады июня стояла жаркая погода. Число дней с температурой

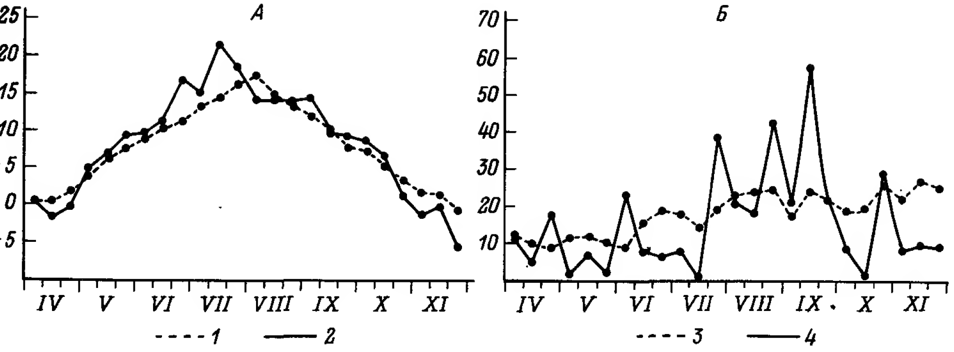


Рис. 1. Характеристика вегетационного периода на о-ве Валаам.

А — температура воздуха: *1* — средняя многолетняя, *2* — 1988 г. *Б* — осадки: *3* — средние многолетние, *4* — 1988 г. На осях абсцисс — вегетационный период, мес; отмечены декады месяца. На осях ординат: *А* — температура, °С; *Б* — осадки, мм.

воздуха выше +15 °С на 22 дня больше среднего многолетнего, выше +10 °С — на 9 дней.

Наблюдения проводились в сосняке черничном. Состав древостоя 7С3ЕедБОс, возраст 170 лет, полнота 0.7, средняя высота 22 м, средний диаметр 29 см. В подросте преобладает ель, в подлеске — рябина. В травяно-кустарничковом ярусе отмечено 25 видов, проективное покрытие яруса — 60 %. Доминирует черника, ее покрытие составляет 55 %. Проведение ценопопуляционного анализа показало, что ценопопуляция черники характеризуется как нормальная полночленная левостороннего типа с абсолютным максимумом во взрослом виргинильном состоянии. Покрытие мохово-лишайникового яруса — 95 %. Доминируют *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. Лишайники развиты слабо (покрытие 1—2 %), обильнее других — *Cetraria islandica* (L.) Ach. Почвенный покров представлен комбинацией подбура обычного и подбура неполноразвитого на супесчаном элюво-делювии габбро-диабазов.

Учет пролептических побегов проводился во второй половине сентября на 100 площадках размером 1×1 м, заложенных равномерно на всей пробной площади. Для биометрической характеристики пролептических побегов было отобрано 82 парциальных куста черники двухлетнего и более старшего возраста, на которых проанализировано 115 материнских побегов и 146 сформировавшихся на них пролептических побегов. Для оценки влияния рекреации на формирование пролептических побегов были заложены 3 площадки размерами 4×4 м, на которых давалась разовая рекреационная нагрузка (670 шагов/м^2) в разные этапы вегетации: в период интенсивного роста надземных побегов (I декада июня), непосредственно после окончания интенсивного роста надземных побегов (I декада июля) и во второй половине вегетационного периода, когда видимый рост надземных побегов закончился, в почках же, на побегах текущего года, происходит дальнейшая дифференциация зачатков (I декада августа).

Результаты и их обсуждение

В литературе имеются немногочисленные сведения об образовании пролептических побегов и вторичном цветении черники (Авдошенко, 1949; Серебряков, Галицкая, 1952; Ritchie, 1955; Flower-Ellis, 1971; Тяк, 1985, 1987). В частности, установлено, что одним из механизмов восстановления утраченных побеговых структур является формирование на поврежденных побегах пролептических побегов. Они образуются при травмировании как подземных, так и надземных побегов (Авдошенко, 1949; Тяк, 1985; Кравченко, 1989). Апикальные меристемы подземных побегов подвержены механическому воздействию крупных фракций почвы и поедаются представителями эдафофауны (естественная декапитация). Доля поврежденных корневищ достигает 40 % (Авдошенко, 1949), по нашим наблюдениям (в Карельской АССР) — 10—30 %. При декапитации подземных побегов пролептические побеги представляют собой обычное явление и играют ведущую роль в восстановлении подземной сферы. Суммарная длина поврежденного материнского и сформировавшихся на нем пролептических побегов иногда превышает длину неповрежденных корневищ (Тяк, 1987). Вопросу образования пролептических побегов в надземной сфере не уделено должного внимания, вероятно, в связи с редкостью этого явления. В СССР наличие пролептических побегов отмечено в Московской, Костромской, Ленинградской и Рязанской областях (Серебряков, Галицкая, 1952; Тяк, 1985). На поврежденных надземных побегах их не удалось обнаружить (Тяк, 1985). Не менее скудны сведения о вторичном цветении черники. Известно, что у черники побеги будущего года и цветки в почках сформированы полностью к концу вегетационного периода (Warming, 1912; Серебряков, 1947, и др.). Весной происходит лишь макро- и микроспорогенез (Торопова, Черкасов, 1973). При благоприятных погодных условиях этот процесс может начаться во второй половине вегетационного периода, завершаясь вторичным цветением. Образование пролептических побегов и вторичное цветение черники, особенно в таежной зоне, относятся к числу редких явлений, поэтому в экстремальном по погодным условиям 1988 г. создалась благоприятная возможность наблюдать массовое появление пролептических побегов, в том числе цветущих.

Уместно вспомнить, что у черники довольно часто развиваются разветвленные годичные побеги (Тяк, 1985), боковые побеги которых напоминают пролептические побеги. По нашим наблюдениям, разветвленные побеги составляют 1.3 % от общего количества годичных побегов (проанализировано 1304 годичных побега). Кроме того, разветвленными по существу являются также побеги, несущие цветки, причем одиночные цветки представляют собой редуцированное до одного цветка соцветие (Имс, 1964). Боковые побеги разветвленных годичных побегов обычно формируются в пазухах нижних листьев, в то время как пролептические побеги — в пазухах верхних листьев. Развитие материнской и дочерней почек, из которых в будущем сформируется разветвленный побег, происходит на растущем годичном побеге синхронно. Наличие и количество почек с зачаточными разветвленными побегами зависят от порядка ветвления и типа материнского побега. Чаще они встречаются на сильных побегах замещения II—III порядка, хотя регулярно наблюдаются и в верхней части кроны парциального куста. Максимальное число почек, в которых сформировались дочерние, достигает 4 на одном годичном побеге (44 % от всех почек на этом побеге). Успешность реализации такого количества почек остается под вопросом, так как нами не наблюдались разветвленные побеги более чем с одним боковым. Морфологически боковые побеги разветвленного годичного побега отличаются от пролептических побегов наличием в основании 1, а не 2 пар почечных чешуй или их рубцов. Отличаются они и по времени появления: разветвленные побеги формируются вместе с основной массой побегов в начале вегетации, а пролептические побеги — во второй половине вегетации (август—сентябрь) и относятся ко II генерации побегов.

Учет пролептических побегов показал, что они встречаются на 35 % площадок. Среднее число их составило 2.2±0.6 шт/м^2. Максимальное количество побегов, отмеченных на одной площадке, — 43. На большинстве площадок (86.7 %) их число не превысило 10 шт/м^2 (табл. 1).

Анализ парциальных кустов черники показал, что максимальное число пролептических побегов, сформировавшихся на одном кусте, 12. На материнском же побеге развивается, как правило, только 1 пролептический (в 80 %

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость пролептических побегов на учетных площадках

Количество учетных площадок	Число пролептических побегов на одной площадке, шт						
	1–3	4–6	7–9	10—19	20–29	30—39	свыше 39
В численном выражении	21	6	3	2	1	1	1
В процентах	60	17	9	5	3	3	3

ТАБЛИЦА 2

Характеристика материнских и пролептических побегов

Мощность материнских побегов	Процент от общего числа проанализированных побегов	Длина материнского побега, мм	Номер узла, в котором сформировался пролептический побег (считая от верхушки	Длина пролептического побега, мм	Число метамеров у пролептического побега, шт	Отношение длины материнского и пролептического побегов
Мощные	51	76.6±7.20	3.1±0.16	31.0±1.68	4.7±0.12	0.39
Средние	38	37.6±1.22	2.0±0.11	13.1±1.29	3.8±0.13	0.35
Слабые	11	19.2±1.48	1.2±0.10	6.8±0.75	3.1±0.14	0.34

случаев). Реже встречаются экземпляры с 2 (15 %), 3 (4 %) и 4 (1 %). Пролептические побеги формируются чаще у молодых (взрослых виргинильных и молодых репродуктивных) парциальных кустов и на побегах замещения II—III порядка ветвления. Отмечены, однако, пролептические побеги, сформированные на ортотропной части годичного побега, вышедшего на поверхность в текущем году. Количество и размеры пролептических побегов зависят от порядка ветвления и мощности материнского побега, поэтому последние были объединены в 3 группы: мощные (в основном побеги замещения длиной (35)49–118 мм), средние (ветви III—V порядка ветвления длиной (23)26–48(57) мм) и слабые (ветви IV и выше порядков ветвления из верхней части кроны длиной 9–23(29) мм). Как правило, на побегах нижних порядков ветвления пролептические побеги более крупные (табл. 2). Это соответствует данным И. Г. Серебрякова (1954), J. Flower-Ellis (1971), В. Б. Гедых (1980), Г. В. Тяк (1985) и других и свидетельствует о том, что с возрастанием порядка ветвления более II—III длина побегов последующих порядков и число метамеров на них снижаются.

Пролептические побеги превысили материнские по длине лишь в 2.6 % случаев, причем превышение наблюдалось у всех градаций побегов. В среднем же длина пролептического побега составляет около 1/3 от длины материнского побега.

Пролептические побеги отмечены в пазухах 2—11-го листьев. В связи с тем что количество листьев на годичном побеге варьирует от 2 до 14, а пролептические побеги обычно формируются в верхней части материнского побега, оказалось более удобным вести учет пролептических побегов от верхушки материнского побега. При этом пролептические побеги располагались в пазухах 1—7-го листьев, причем в пазухе 1-го сверху – 25.2 %, 2-го — 30.6, 3-го – 25.7, 4-го – 9.9, 5-го – 4.5, 6-го — 1.8, 7-го — 0.5 %. В пазухах 3 верхних листьев сформировалось 83.3 % от общего количества пролептических побегов. На мощных побегах отмечено формирование 1–4 пролептических побегов, на средних – 1–3, на слабых – только 1. У мощных побегов чаще вырастает 2 и более пролептических побега, по 1 — менее чем у половины (у 48 %). У средних побегов доля с одним пролептическим побегом достигает уже 70 %, а у слабых — 100 %. От мощности материнского побега существенно зависит положение на нем пролептических побегов (рис. 2). Доля пролептических

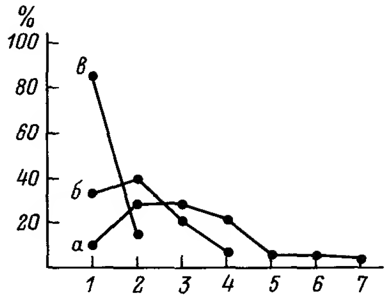


Рис. 2. Положение пролептических побегов на материнских побегах в зависимости от мощности последних.

На оси абсцисс — номер узла на материнском побеге (считая от верхушки), в котором сформировался пролептический побег. На оси ординат — доля пролептических побегов, сформировавшихся в данном узле, %. Материнские побеги: *а* — мощные, *б* средние, *в* – слабые.

побегов, выросших из двух верхних почек, составляет у мощных 39 %, у средних — 73, у слабых — 100 %.

Вторичное цветение наблюдалось только на 1 пролептическом побеге. Еще на 7 отмечены засохшие зачаточные цветки разной степени дифференцированности. Столь незначительное количество цветков и их зачатков можно объяснить тем, что пролептические побеги сформировались в основном на побегах II–III порядка ветвления, играющих преимущественно роль увеличения надземной сферы. Смешанные же почки закладываются на побегах III и выше порядков ветвления (Серебряков, 1954) и очень редко — II (Тяк, 1985).

Повреждение побегов черники при рекреационном использовании лесов приводит к образованию на травмированных парциальных кустах пролептических побегов, восстанавливающих крону. В предыдущие годы, мало выделяющиеся по климатическим условиям, число развившихся пролептических побегов было незначительным и составило 0.33 шт/м^2 в 1986 г. и 0.18 в 1987 г. Они, естественно, не могли играть заметную роль в восстановлении утраченных структур (их доля не превысила 5 % от всех отросших после вытаптывания побегов). В 1988 г. ситуация заметно отличается. В зависимости от того, когда имитировалось рекреационное воздействие, варьируют число и роль пролептических побегов среди отросших после вытаптывания. При вытаптывании в период интенсивного роста надземных побегов, когда почки на годичных побегах еще слабо дифференцированы (I декада июня), пролептических побегов формируется мало – их число не превысило 1.5 шт/м^2. При вытаптывании сразу же после окончания интенсивного роста (I декада июля) число сформировавшихся пролептических побегов значительно больше — 13.5 шт/м^2. При вытаптывании во второй половине вегетационного периода (I декада августа) число их достигает 40.0 шт/м^2, т. е. в двух последних случаях вытаптывание стимулировало прорастание почек. Заметно меняется и доля пролептических побегов от общего числа отросших после вытаптывания побегов. В первом случае они составляют 1.4 % (остальное приходится на побеги, отросшие из спящих почек), во втором - 21.1, в третьем — 46.8 %. И, наконец, следует отметить, что на материковом побережье Ладожского озера (вблизи г. Питкяранта) интенсивность образования пролептических побегов была значительно ниже, вдали от озера (в районе заповедника «Кивач») их удавалось обнаружить крайне редко. Таким образом, массовое появление пролептических побегов, вызванное благоприятными условиями 1988 г., в значительной степени определялось также специфическими климатическими условиями, связанными с островным положением Валаама.

Проведенные наблюдения позволяют сделать вывод, что при благоприятных климатических условиях, которыми характеризовался 1988 г., черника способна давать вторую генерацию побегов и вторично цвести. Травмирование надземных побегов черники в результате рекреационного воздействия во второй половине вегетации стимулирует образование пролептических побегов, которые являются частью регенерационной системы поврежденных парциальных кустов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдошенко А. К. Биология северных брусничных // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та. 1949. Т. 82. С. 181–217. – *Баландина Т. П., Вахрамеева М. Г.* Черника обыкновенная //

Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 5. С. 132—146. — *Гедых В. Б.* Почки и побеги дикорастущих брусничных // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Дикорастущие ягодные растения СССР». Петрозаводск, 1980. С. 51 - 53. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1964. 497 с. — *Кравченко А. В.* Морфобиологические аспекты резистентности растений к рекреационным нагрузкам (на примере кустарничков) // Тез. докл. Респубт. конф. молодых ученых, специалистов и студентов «Актуальные проблемы биологии и рациональное использование природных ресурсов Карелии». Петрозаводск, 1989. С. 45—46. — *Розанова М. А.* Обзор литературы по родам *Vaccinium* L. (брусника, черника и голубика) и *Oxycoccus* (Tourn) Hill (клюква) // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1934. Сер. VIII. Вып. 2. С. 121—186. — *Серебряков И. Г.* О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. МГУ. 1947. № 6. С. 75- 108. — *Серебряков И. Г.* Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных // Учен. зап. МГПИ. 1954. Т. 37, вып. 2. С. 21—89. — *Серебряков И. Г., Галицкая Т. М.* К биологии сезонного развития болотных растений Подмосковьях // Там же. 1952. Т. 19, вып. 1. С. 19—47. — *Справочник* по климату СССР. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. Ч. III. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеоиздат, 1965. 343 с. — *Справочник* по климату СССР. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. Ч. IV. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л.: Гидрометеоиздат, 1968. 327 с. — *Торопова М. И., Черкасов А. Ф.* Динамика развития генеративных почек у некоторых видов семействах *Vacciniaceae* в условиях Костромской области // Сб. науч. работ Костром. пед. ин-та. Кострома, 1973. Вып. 30. С. 28—45. — *Тяк Г. В.* Формирование почек и плодоношение *Vaccinium myrtillus (Vacciniaceae)* // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 2. С. 240 - 244. — *Тяк Г. В.* Структура, морфогенез и ритм развития клюквы и черники: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1985. 23 с. — *Тяк Г. В.* Рост и развитие корневищ *Vaccinium myrtillus* L. // Раст. ресурсы. 1987. Т. 23, вып. 1. С. 46—51. — *Flower-Ellis J. G. K.* Age structure and dynamics in stands of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) // Research notes Royal college of Forestry. Stockholm. 1971. N 9. 108 p. — *Ritchie J. C.* A natural hybrid in *Vaccinium.* 1. The structure, performance and chorology of the cross *Vaccinium intermedium* Ruthe // New Phytol. 1955. Vol. 54, N 1. P. 49—67. — *Ritchie J. C. Vaccinium myrtillus* L. // J. Ecol. 1956. Vol. 44, N 1. P. 291—299. — *Warming E.* The structure and biology of arctic flowering plants. 1. *Ericinea (Ericaceae, Pyrolaceae).* 1. Morfology and biology // Medd. øm Grønland. Kjøbenhavn. (1908) 1912. Hf 36. S. 1 - 71.

Институт леса Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 21 VIII 1989.

УДК 630.2 : 630.114.444 (476)

© Бот. журн. 1990 г., т. 75, № 10

В. В. Валетов

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОЦЕНОЗОВ ОСУШЕННЫХ БОЛОТ

V. V. VALETOV. PATTERNS IN THE FORMATION OF BIOLOGICAL PRODUCTION IN DRAINED MIRE PHYTOCOENOSES

Изложены материалы исследований сосновых и березовых лесов осушенных олиго-, мезо- и евтрофных болот. Выявлен запас фитомассы, годичный прирост видовых популяций, ботанических групп, ярусов. Формирование фитомассы рассмотрено на основе фитоценотической систематизации ассоциаций.

Биологическая продуктивность лесной растительности осушенных болот практически не исследована. Имеющаяся биопродукционная информация носит отрывочный характер и преследует в основном чисто лесоведческие цели (Пьявченко, 1967; Капустинскайте, 1976; Медведева, 1978). Остаются открытыми вопросы систематизации растительных сообществ осушенных болот как основы выявления закономерностей формирования фитомассы. При рассмотрении этих проблем С. Э. Вомперский (1982) указывает на крайне недостаточную биогеоценотическую изученность осушенных лесов; что касается биологической продуктивности, то автор отмечает почти полное отсутствие данных.

Исследования проведены в Белорусском Поозерье, природные условия которого в значительной степени адекватны южно-таежным (Гельтман, 1982). Работы проводили на болотах, имеющих давность осушения 25—30 лет. Известно, что за такой период фитоценоз приобретает черты стабильности и характеризуется сравнительно высокой степенью адаптации к возникшим после мелиорации

ТАБЛИЦА 1

Эколого-фитоценотический ряд, представляющий разнообразие ассоциаций сосновых и березовых лесов, осушенных олиго-, мезо- и евтрофных болот

Номер пробной площади	Ассоциация	Глубина торфа, см	Уровень воды, см, июль	Степень разложения торфа, %	Состав древостоя	Сумма площадей сечения стволов, $м^2$/га	Запас стволов, $м^3$/га
	Сосновые леса						
	Осушенное олиготрофное болото						
7	Пушицево-кустарничково-сфагновая	210	–25	15	10С	11.0	32
8	Пушицево-кустарничково-сфагновая	220	–20	10	10С	11.9	30
71	Кустарничково-сфагновая	220	–25	20	10С	8.1	34
73	Кустарничково-сфагновая	220	–25	20	10С	16.2	96
61	Багульниково-черничносфагновая	180	–35	25	10С	15.6	90
62	Багульниково-брусничносфагновая	170	–40	25	10С	18.6	106
63	Кустарничковая	190	–40	20	10С	7.0	28
74	Мшисто-кустарничковая	160	–50	25	10С	14.7	97
	Осушенное мезотрофное болото						
72	Березово-сфагново-осоково-травяная	90	–60	40	8С2Б	22.9	166
3	Березово-папоротниково-черничная	160	–80	40	7С3Б	33.8	237
6	Березово-папоротниково-малиновая	150	–90	50	6С4Б ед. Ол.	31.9	245
70	Кустарничково-брусничномшистая	75	–110	50	10С ед. Б	18.3	137
69	Березово-травяно-мшистая	70	–100	45	8С2Б	21.0	157
	Осушенное евтрофное болото						
10	Малиново-папоротниково-крапивная	170	–90	55	9С1Б ед. Ос, Е, Ол	36.2	358
9	Березово-малиново-крапивная	160	–100	55	8С2Б ед. Е	39.2	374
1	Малиново-крапивная	80	–110	60	8С1Б1Ос±Е,Ол	32.4	320
	Березовые леса						
	Осушенное евтрофное болото						
68	Осоково-злаковая	160	–70	60	10Б	9.8	43
67	Травяно-злаковая	90	–80	55	10Б	13.2	93
64	Малиново-крапивно-злаковая	60	–120	55	10Б	11.3	58
66	Крапивно-малиново-травяная	70	–100	65	10Б ед. Е	20.7	146
65	Малиново-травяно-крапивная	95	–90	70	5Б4Ол1Е	20.1	179
14	Крапивно-травяная	60	–90	55	9Б1Е ед. Ол	23.7	166
11	Сосново-малиново-травяно-кисличная	150	–90	60	6Б2С1Е1Ол	39.4	348

ТАБЛИЦА 1 *(продолжение)*

Номер пробной площади	Ассоциация	Глубина торфа, см	Уровень воды, см, июль	Степень разложения торфа, %	Состав древостоя	Сумма площадей сечения стволов, м^2/га	Запас стволов, м^3/га
13	Елово-травяно-кисличная	70	110	60	6Б2Е1Ол1Ос	45.1	439
2	Травяно-кисличная	100	−100	60	8Б1С1Е ед.Ол,Ос	41.9	422

Примечание. С — сосна *Pinus silvestris*, Б — береза *Betula pubescens*, Е — ель *Picea abies*, Ол — ольха *Alnus glutinosa*, Ос — осина *Populus tremula*.

почвенно-гидрологическим условиям (Вомперский, 1968; Смоляк, 1969; Парфенов, Ким, 1976; Пьявченко, 1985). Этот факт дает основание оценить валовые значения фитомассы осушенных болот, а также структурные особенности ее сложения, предполагая определенную ступень законченности фитоценотической перестройки сообществ за 25 - 30 лет после осушения. Учитывая то, что в литературе информация по этим вопросам весьма скудна, мы сочли целесообразным в этой работе не касаться выявления биопродукционных изменений растительности болот в результате осушения, а сосредоточить внимание на оценке их фитомассы без сравнительного анализа.

Использовали общепринятые методические подходы (Родин и др., 1965; Уткин, 1975). Прирост трав принят равным фитомассе, прирост кустарников и кустарничков оценен при их фракционном разборе, сфагновых мхов — по установленному соотношению доли прироста от фитомассы живой (зеленой) части. Прирост древостоя сосны определен как средний периодический, березы — средний (Мирошников, 1969). Пробные площади (пр. пл.) размером 0.2 га закладывали на удалении 5—7 м от осушителя параллельно бровке. Глубина канав 1.2 –1.8 м, на олиготрофных болотах они проложены через 100 м, на мезо- и евтрофных — через 200 м.

Растительность обследованных осушенных болот олиготрофного типа может быть разделена на две основные группы (табл. 1). В качестве критерия дифференциации использовали проективное покрытие почвы сфагновыми мхами, которые являются эдификаторами олиготрофных болот и чутко реагируют на изменение условий увлажнения.

Первая группа ассоциаций (пр. пл. 7, 8, 61, 62, 71, 73) характеризуется деградацией сфагнового покрова в результате осушения до уровня 80—40 %, вторая — от 30—20 % проективного покрытия до единичной встречаемости (пр. пл. 63, 74). В пределах этих двух наиболее общих групп в зависимости от конкретных условий олиготрофных болот ассоциации имеют отличительные фитоценотические черты и биологическую продуктивность. Отметим, что в результате осушения уровень почвенно-грунтовых вод рассматриваемого типа болот характеризуется незначительным снижением, что обусловлено высокой водопоглощающей и водоудерживающей способностью олиготрофных видов торфа. Ведущим положительным фактором осушения здесь является более быстрый сброс воды в сравнении с болотами этого типа, находящимися в естественном состоянии.

При уровне воды в летний период до —25 см произрастают пушицево-кустарничково-сфагновые сосняки Vб класса бонитета (пр. пл. 7, 8). Кроме сфагновых мхов в напочвенном покрове обильно представлены *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*. Фитомасса напочвенного покрова (с учетом корней) 9.9 - 11.2 т/га (табл. 2). Определяющие черты формирования фитомассы обусловлены абсолютным доминированием сфагновых мхов (48.7 - 55.6) и указанных выше кустарников (40.6—48.5 %). Оба яруса составляют почти равные доли. Травянистые растения представлены *Eriophorum vaginatum*, вклад которой в суммарную фитомассу напочвенного покрова

ТАБЛИЦА 2

Биологическая продукция напочвенного покрова фитоценозов осушенных олиго-, мезо- и евтрофных болот, ц/га

Номер пробной площади	Осоковые		Злаки		Папоротники, хвощи		Разнотравье		Кустарники, кустарнички, полукустарники		Мхи		Итого	
	ЗФ	ГП	ЗФ	ГП	ЗФ	ГП	ЗФ	ГП	ЗФ	ГП	ЗФ	ГП	ЗФ	ГП
							Сосновые леса							
							Осушенное олиготрофное болото							
7	2.7	1.8	—	—	—	—	—	—	47.9	7.4	48.1	3.5	98.7	12.7
8	4.2	3.2	—	—	—		—	—	45.4	6.9	62.1	5.2	111.7	15.3
71	0.3	0.2	—	—	—		0.02	—	52.1	8.2	49.7	4.1	102.1	12.5
73	1.0	0.7	—	—	—		—	—	25.2	3.5	39.4	3.1	65.6	7.3
61	0.4	0.3		—	—	—	0.01	—	30.8	7.1	33.0	3.0	64.2	10.4
62	0.3	0.2	—	—	—	—	0.2	0.1	28.0	5.9	31.1	2.8	59.6	9.0
63	0.7	0.5	—	—	—	—	0.05	—	6.8	1.4	10.1	1.0	17.7	2.9
74	0.1		—		—		—		18.0	2.8	4.1	0.7	22.2	3.5
							Осушенное мезотрофное болото							
72	0.6	0.3	1.1	0.4	0.6	0.2	1.6	0.7	1.2	0.1	5.7	0.6	10.8	2.3
3	0.3	0.2	0.1	—	0.6	0.4	0.4	0.3	2.8	0.5	0.6	0.1	4.8	1.5
6	0.6	0.4	0.1	—	0.8	0.2	1.7	1.0	3.5	0.5	0.4	—	7.1	2.1
70	0.04	—	—	—	0.7	0.2	0.5	0.2	12.3	2.6	12.2	1.5	25.7	4.5
69	0.1	—	—	—	0.3	0.1	0.2	0.1	1.8	0.1	2.1	0.3	4.5	0.6
							Осушенное евтрофное болото							
10	0.5	0.3	—	—	0.8	0.3	2.2	1.5	5.0	0.7	0.5	0.1	9.0	2.9
9	0.3	0.2	0.1	—	0.8	0.3	2.6	1.5	5.1	0.7	0.6	0.1	9.5	2.8
1	0.1			—	0.3	0.1	11.6	5.5	8.5	0.9	0.1		20.6	6.5
							Березовые леса							
							Осушенное евтрофное болото							
68	3.1	2.0	9.4	6.5	0.7	0.2	0.9	0.6	—	—	0.1		14.2	9.3
67	0.3	0.2	4.2	3.3	0.8	0.3	1.6	1.1	0.1	—	1.0	0.1	8.0	5.0
64	0.02	—	2.8	1.8	0.2	—	4.6	2.6	3.54	0.3	0.1	—	11.2	4.7
66	—		0.03	—	0.6	0.2	3.3	1.8	2.8	0.3	0.2	—	6.9	2.3
65	0.03	—	0.4	0.3	0.4	0.2	13.6	8.2	10.2	1.0	0.5		25.1	9.7
14	0.1	—	0.4	0.3	0.4	0.2	4.0	2.5	0.8	0.1	0.2		5.9	3.1
11	0.1	—	—	—	0.7	0.3	1.2	0.7	1.3	0.1	0.5	0.1	3.8	1.2
13	0.2	0.1		—	0.2	0.1	3.3	2.5	0.5		0.7	0.1	4.9	2.8
2	—	—	0.1	—	0.4	0.1	2.4	1.4	0.7	0.1	0.2		3.8	1.6

Примечание. ЗФ - запас фитомассы; ГП — годичный прирост (без учета корней).

2.7—3.7 %. В ярусе кустарников господствуют *Vaccinium uliginosum* (71.4 %, пр. пл. 7) и *Ledum palustre* (64.1 %, пр. пл. 8). Роль кустарничков *Andromeda polifolia, Oxycoccus palustris, Vaccinium vitis-idaea, V. myrtillus* в сложении фитомассы незначительная (1.0—1.4 %). Древостой формирует сосна, средняя высота которой 4.1—4.6 м, диаметр 7—8 см. В целом диапазон значений диаметра деревьев составляет от 2 до 20 см. Преобладающее число деревьев (60—80 %) приходится на ступени толщины 4—8 см, однако их вклад в общий запас яруса лишь 2—4 % (табл. 3).

Основными продуцентами пушицево-кустарничково-сфагновых сосняков являются растения напочвенного покрова. При общей годичной продукции 2.3—2.5 т/га на их долю приходится 52—65 %. Доминирующее положение в годичном продуцировании фитомассы занимают кустарники — 0.6—0.7 т/га

ТАБЛИЦА 3

Биологическая продукция древесного яруса фитоценозов осушенных болот, т/га *

Пробная площадь	Сосна	Береза	Осина	Ольха	Ель	Всего	
						ЗФ	ГП
Сосновые леса							
Осушенное болото олиготрофного типа							
7	22.1	—	—	—	—	22.1	1.2
8	20.5	—	—	—		20.5	0.8
71	21.9	—	—	—	—	21.9	1.0
73	47.7			—	—	47.7	2.4
61	47.6	—	—	—	—	47.6	2.6
62	60.3			—	—	60.3	3.2
63	20.6			—	—	20.6	0.9
74	50.3	—	—	—		50.3	3.0
Осушенное болото мезотрофного типа							
72	67.0	16.0	—	—	—	83.0	4.8
3	95.1	36.0	-	—	—	131.1	6.5
6	79.0	50.0		0.2	—	129.2	6.0
69	65.0	17.5	—	—	-	82.5	4.0
70	67.0	3.0	—	—	—	70.0	4.5
Осушенное болото евтрофного типа							
10	145.3	23.5	0.4	0.2	0.9	170.3	9.6
9	142.3	35.0	—	—	0.8	178.1	10.0
1	111.1	13.0	14.0	7.0	9.0	154.1	8.6
Березовые леса							
Осушенное болото евтрофного типа							
68	—	30.9	—	—	—	30.9	1.4
67	—	68.2	—		—	68.2	3.0
64	—	44.5	—	-	—	44.5	2.3
66	—	104.8	—	—	2.5	107.3	4.5
65		67.8	—	35.0	10.0	112.8	5.6
14	-	70.1	2.5	9.5	-	82.1	5.0
11	45.5	128.8	—	18.2	20.0	212.5	8.5
13		138.4	26.6	35.0	43.5	243.5	11.2
2	29.5	157.6	1.7	3.0	28.0	219.8	10.8

---

* Без учета корней.

(*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*), хотя, как отмечено ранее, по запасу фитомассы они уступают сфагновым мхам. Годичный прирост сфагновых мхов не превышает 0.5 т/га (пр. пл. 8). По флористическому составу и структуре к рассмотренным выше ассоциациям наиболее близки кустарничково-сфагновые сосняки. Основным их отличием является существенное сокращение обилия *Eriophorum vaginatum*, фитомасса которой менее 0.1 т/га. Что касается общего запаса, а также участия ботанических групп растений и видовых популяций в сложении фитомассы, то они близки к таковым пушицево-кустарничково-сфагновых сосняков.

Более значимые экологические и фитоценотические отличия присущи багульниково-чернично-сфагновым и багульниково-бруснично-сфагновым сосновым лесам. Уровень почвенно-грунтовых вод опускается до —35 — —40 см, проективное покрытие почвы сфагновыми мхами составляет 40—50 %, при этом участие бриевых мхов в покрытии почвы достигает 20 -25 %.

Продуктивность напочвенного покрова заметно уменьшается, что в обеих ассоциациях связано главным образом с ярусом кустарников (багульник, голубика, мирт), фитомасса которых не выходит за уровень 3.1 (пр. пл. 61) — 2.8 т/га (пр. пл. 62). Доминирующее положение принадлежит сфагновым мхам, хотя по абсолютным показателям их роль не столь значима, как в сосняках пушицево-кустарничково-сфагновых и кустарничково-сфагновых. Основные физиономические и продукционные отличия рассматриваемых ассоциаций связаны с долевым участием кустарничков — *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* — в сложении фитомассы напочвенного покрова. В сосняке багульниково-чернично-сфагновом *V. myrtillus* по фитомассе является субдоминантом сообщества (27.4 %), аналогичное положение в сосняке багульниково-бруснично-сфагновом занимает *V. vitis-idaea* (25.3 %). Доля *Ledum palustre* 8.8 (пр. пл. 61) —13.3 % (пр. пл. 62). Годичный прирост растений напочвенного покрова, несмотря на доминирование по запасу фитомассы сфагновых мхов, формируют преимущественно (65.5 -68.2 %) кустарники и кустарнички. Прирост мхов оценен в 0.28--0.31 т/га. Древесный ярус сложен только сосной, средняя высота которой 13—14 м, класс бонитета V. Фитомасса достигает 47—48 т/га. Основной вклад в суммарный запас (75--85 %) принадлежит деревьям ступеней толщины 14 -22 см при диапазоне от 6 до 32 см.

В более благоприятных условиях олиготрофных болот формируются кустарничковые и мшисто-кустарничковые сосняки (уровень воды опускается до —50 см). В покрове существенно деградируют сфагновые мхи, появляются обширные мертвопокровные участки размером 2--6 м^2. Бриевые мхи достигают 11 —30 % проективного покрытия почвы. Продуктивность напочвенного покрова резко уменьшается -- 1.8—2.2, суммарная годичная продукция — 1.2—3.4 т/га.

Растительность осушенных мезотрофных болот более гетерогенна, поэтому анализ биопродукционной информации проводить сложнее. Наибольшим увлажнением характеризуется березово-сфагново-осоково-травяная ассоциация. Сфагновый покров разрежен (0.35 т/га), фитомасса бриевых мхов достигает 0.23 т/га, в целом моховой ярус слагает 52.7 % общего запаса напочвенного покрова. Незначительное участие в формировании фитомассы принимают кустарнички (11.1 %). Среди трав доминирующее положение принадлежит *Naumburgia thyrsiflora* — 37.2 и *Poa palustris* — 26.3 %. Отличительной чертой березово-папоротниково-черничной ассоциации является более низкий уровень воды летом (до —80 см), существенно обеднен в видовом отношении напочвенный покров с мертвопокровными участками площадью 1 - 3 м^2. Сфагновый покров отсутствует. В результате продуктивность напочвенного покрова вдвое ниже (4.8 т/га), чем в березово-сфагново-осоково-травяной. Основным продуцентом является *Vaccinium myrtillus* — 25.0 %. При уровне воды —90 см выделены березово-папоротниково-малиновые сосновые леса с единичным произрастанием в древостое ольхи черной. Физиономию сообщества определяет *Rubus idaeus*. Моховой покров практически не выражен. До 49.1 % суммарной фитомассы приходится на кустарнички, кустарники и полукустарники, среди которых 82.8 % составляет малина.

На сравнительно мелкозалежных торфах (0.7--0.8 м) при уровне воды - 110 формируются кустарничково-бруснично-мшистые сосняки. В напочвенном покрове небольшая видовая насыщенность травянистых растений (5 видов), развит ярус кустарничков. В моховом покрове господствуют бриевые мхи, кроме того, в этой ассоциации в сложении яруса велика роль сфагновых мхов. В целом моховой покров наиболее выражен среди исследуемых фитоценозов осушенных мезотрофных болот. Суммарная фитомасса напочвенного покрова 2.6 т/га, которую в равной степени (по 1.2 т/га) образуют кустарнички и мхи. Фитомасса доминанта *Vaccinium vitis-idaea* — 1.0 т/га. Повышенные участки мезотрофных болот занимают березово-травяно-мшистые сосновые леса, характеризующиеся самым высоким классом бонитета древостоя -- II. В покрове господствуют бриевые мхи (обилие 4 балла), в понижениях встречаются сфагновые. Травянистый ярус практически отсутствует, что обусловливает самый низкий запас фитомассы — 0.45 т/га среди мезотрофных сосняков.

Сосновые леса осушенных болот евтрофного типа дифференцированы на три группы ассоциаций. Основные особенности евтрофных сосняков определяются составом древостоя, где кроме сосны произрастают ель, ольха и осина. Уровень почвенно-грунтовых вод находится в летний период на отметке —90— —110 см. Общим в сложении напочвенного покрова являются высокая встречаемость и обилие *Urtica dioica* и *Rubus idaeus.* Наименее продуктивны березово-малиново-крапивные и малиново-папоротниково-крапивные ассоциации (0.9—1.0 т/га). Основную часть фитомассы формируют крапива (8.8—13.6 %) и малина (45.6—46.8 %). Доля бриевых мхов 3.1—4.4 %. Годичная продукция составляет 28—31 % суммарной фитомассы. При уменьшении глубины торфа от 1.6—1.7 м (пр. пл. 9, 10) до 0.8 м (пр. пл. 1) формируются высокопродуктивные малиново-крапивные сосновые леса. Древостой I класса бонитета. Фитомасса покрова до 2.1 т/га. При схожей структуре (пр. пл. 9, 10) абсолютные показатели продуктивности (пр. пл. 1) *Urtica dioica* возрастают почти десятикратно, *Rubus idaeus* — двукратно.

Значительным разнообразием в фитоценотическом отношении на осушенных евтрофных болотах представлены березовые леса, которые объединены в три группы. Первая из них включает осоково-злаковые, травяно-злаковые и малиново-крапивно-злаковые березняки. Ассоциации имеют одинаковый состав древесного яруса (10Б), а также высокое проективное покрытие почвы злаками (до 58 %), что обусловливает основные особенности формирования фитомассы. Участие злаков (*Calamagrostis canescens, Festuca pratensis*) достигает 25.0 (пр. пл. 64) 66.1 % (пр. пл. 68) в сложении общей фитомассы напочвенного покрова (0.8—1.4 т/га). В некоторых из березняков этой группы существенна продукционная роль *Urtica dioica* — 18.3 %, *Rubus idaeus* — 31.2 % (пр. пл. 64), а также осок — 21.1 % (пр. пл. 68). Что касается древесного яруса, то он характеризуется III—IV классом бонитета, имеет среднюю высоту 10—14 м и относительно небольшой запас фитомассы — 31—68 т/га. В условиях, характеризующихся более высокой трофностью почвы, при уровне почвенно-грунтовых вод —90 — 100 см произрастают крапивно-травяные, крапивно-малиново-травяные и малиново-травяно-крапивные березовые леса. При довольно значительном диапазоне фитомассы напочвенного покрова (0.6—2.5 т/га) общей закономерностью является то, что помимо доминирования крапивы и малины сравнительно высока продукционная роль других видов растений (*Scutellaria galericulata, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Geum rivale*). Березняки травяно-кисличные, елово-травяно-кисличные, соснiово-малиново-травяно-кисличные образуют третью, наиболее продуктивную группу ассоциаций. Древесный ярус (213—220 т/га) слагают пять древесных пород. В травянистом покрове господствует *Oxalis acetosella* (8.1—15.7 %). Весьма заметна роль *Urtica dioica* (2.1—9.2 %). Им сопутствуют во всех ассоциациях *Rubus saxatilis, Viola epipsila.* Суммарная годичная продукция достигает 8.6—11.5 т/га.

Особенности формирования биологической продукции обусловлены типом болота, а в его пределах преимущественно теми различиями абиотических характеристик, которые имеют место до осушения. Запас фитомассы древостоя сосновых лесов закономерно возрастает от олиготрофных (21—60) к евтрофным типам болот (154—170 т/га), уровень годичного прироста составляет от запаса 3.9—5.7 %. Применительно к напочвенному покрову более общей закономерностью является доминирование растений мохового и кустарникового ярусов. Запас фитомассы травяно-кустарничкового и мохового покрова олиготрофных болот составляет 1.8—11.2, мезотрофных — 0.5—2.6 и евтрофных — 1.0—2.1 т/га.

Биологическая продукция березняков имеет широкий диапазон значений: древостой 31—244, покров — 0.4—2.5 т/га. Прослеживается высокий продукционный уровень таких видов, как *Urtica dioica*, *Oxalis acetosella*, *Rubus idaeus*, *Calamagrostis canescens*, *Festuca pratensis*. Роль мхов, а также осок в формировании фитомассы незначительна.

Максимальная годичная продукция (без учета корней) исследованных ассоциаций осушенных 25—30 лет тому назад олиготрофных болот достигает 4.1, мезотрофных — 6.2 и евтрофных — 11.5 т/га.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вомперский С. Э. Биологические основы эффективности лесоосушения. М.: Наука, 1968. 311 с. — *Вомперский С. Э.* Программа стационарного изучения природы осушаемых лесов и болот // Биогеоценотическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией. М.: Наука, 1982. С. 28—38. — *Гельтман В. С.* Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1982. 326 с. — *Капустинскайте Т. К.* Биометрические изменения сосняков багульниковых под влиянием осушения // Лесоведение. 1976. № 3. С. 20—30. — *Медведева В. М.* Биологическая продуктивность заболоченных лесов и болот // Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л.: Наука, 1978. С. 8—32. — *Мирошников В. С.* Лесная таксация. Минск: Вышэйш. шк., 1969. 102 с. — *Парфенов В. И., Ким Г. А.* Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья под влиянием мелиорации. Минск: Наука и техника, 1976. 191 с. — *Пьявченко Н. И.* О продуктивности болот Западной Сибири // Раст. ресурсы. 1967. Т. 3, вып. 4. С. 523—533. — *Пьявченко Н. И.* Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука, 1985. 152 с. — *Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И.* Методические указания к изучению биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1965. 142 с. — *Смоляк Л. П.* Болотные леса и их мелиорация. Минск: Наука и техника, 1969. 208 с. — *Уткин А. И.* Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) // Лесоведение и лесоводство. М.: ВИНИТИ, 1975. Т. 1. С. 10—160.

Березинский биосферный заповедник.

Получено 30 VI 1989.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26
© 1990

Г. К. Хурсевич, А. И. Моисеева, Т. Ф. Козыренко, Н. В. Рубина

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *ACTINOCYCLUS (BACILLARIOPHYTA)* ИЗ НЕОГЕНОВЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СССР

G. K. KHURSEVICH, A. I. MOISSEEVA, T. F. KOZYRENKO, N. V. RUBINA. NEW TAXA OF THE GENUS *ACTINOCYCLUS (BACILLARIOPHYTA)* FROM THE NEOGENE FRESHWATER SEDIMENTS OF THE USSR

Критически пересмотрены таксоны, относимые прежде к роду *Pontodiscus* и известные из неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. В результате дается описание нового вида *Actinocyclus tubulosus* и новая комбинация *Actinocyclus gorbunovii.*

Из континентальных неогеновых отложений различных регионов СССР и Западной Европы неоднократно описывались новые пресноводные виды рода *Coscinodiscus* Ehr. (Krasske, 1934; Шешукова-Порецкая, Моисеева, 1964; Rehakova, 1965; Рубина, 1967, 1976), которые позднее были объединены в новый род *Pontodiscus* Temnisk. et Sheshuk. (Темнискова-Топалова и др., 1981). Позднее американский диатомолог J. Bradbury (1984) предложил перевести виды *Coscinodiscus miocenicus* Krasske и *C. gorbunovii* Sheshuk. по наличию ложного узелка на створках в род *Actinocyclus* Ehr. В связи с этим нами было предпринято детальное изучение морфологии панциря встреченных в СССР представителей рода *Pontodiscus* в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ), которое показало принадлежность их к роду *Actinocyclus.*

Род *Actinocyclus* характеризуется следующими основными диагностическими признаками: наличием краевого кольца двугубых выростов; присутствием (в большинстве случаев) ложного узелка в прикраевой зоне створки; расположением локулярных ареол с наружным крибрумом и внутренним фораменом в радиальных рядах, образующих отчетливые или неясные пучки; почти одинаковой ареолированностью на всей поверхности диска, но заметным различием в структуре лицевой части створки и ее загиба; наличием гиалиновых вставочных ободков (Ross, Sims, 1973; Fryxell, Hasle, 1974; Simonsen, 1975, 1982; Hasle, 1977; Villareal, Fryxell, 1983; Макарова, 1985; Andersen et al., 1986).

В результате критического изучения видов *Pontodiscus* из неогеновых континентальных отложений СССР, основываясь на структуре элементов панциря, в изученном материале 3 вида отнесены к роду *Actinocyclus.* При этом один вид — *Actinocyclus tubulosus* - описывается как новый для науки.

Actinocyclus gorbunovii (Sheshuk.) Moiss. et Sheshuk. comb. nov. — *Coscinodiscus gorbunovii* Sheshuk. 1964, Шешукова-Порецкая, Моисеева, Нов. сист. низш. раст., 1 : 94, табл. II, *1—5.* — *Pontodiscus gorbunovii* (Sheshuk.) Moiss. et Sheshuk. 1981, Темнискова-Топалова и др., Бот. журн., 66, 9 : 1310, рис. 3, 4—6; рис. 4, *1.*

Клетки одиночные. Панцирь низкоцилиндрический, со вставочными ободками. Створки круглые, с вогнутым или выпуклым центром, либо концентрически-волнистые, 22—70 мкм в диам. Центральное поле небольшое, бесструктурное или с одной—несколькими (до 7) изолированными ареолами. Ареолы локулярные, с крибрумом на наружной поверхности створки и фораменом на внутренней, 14—18 в 10 мкм; расположены в радиальных рядах, 16 -18 в 10 мкм, которые иногда образуют неясные пучки. На границе лицевой части створки и загиба нередко имеется гиалиновое кольцо с рассеянными ареолами и шипиками. Здесь же находится мелкий ложный узелок. Загиб створки 2.5—3.5 мкм выс. с вертикальными рядами ареол, 22—26 в 10 мкм, и кольцом двугубых выростов (от 3 до 8), расположенных в основании узких гиалиновых полос, которые переходят на загиб из краевой зоны лицевой части створки. Двугубые выросты на внутренней поверхности загиба имеют сравнительно высокую трубку и вершину в виде узкого веера, а снаружи заканчиваются небольшим отверстием (табл. I, *1--5*).

Данный вид по структуре створки с внутренней поверхности, по форме и характеру расположения двугубых выростов имеет большое сходство с *Actinocyclus* sp., выделенным Bradbury (1984 : pl. 5, fig. 20—24) из миоценовых отложений Китая (Xian Feng Basin), отличаясь от последнего более нежной ареолированностью створки. Отсутствие изображений наружной поверхности створки *Actinocyclus* sp. в СЭМ затрудняет решение вопроса о степени родства сравниваемых видов.

От другого вида — *Actinocyclus* sp. cf. *Coscinodiscus gorbunovii* (Bradbury, 1984 : pl. 1, fig. 1--6; pl. 2, fig. 7—10; pl. 3, fig. 12 —15) данный вид отличается иным строением двугубого выроста.

Пресноводный вымерший вид.

Поздний миоцен — Зап. Сибирь, Забайкалье, Приморский край.

Actinocyclus tubulosus Churs. sp. nov. — *Coscinodiscus miocenicus* Krasske sensu Шешукова-Порецкая, Моисеева, Нов. сист. низш. раст. 1964 : 96, табл. III, *8, 9*; табл. IV, *1--4*. — *Pontodiscus gorbunovii* (Sheshuk.) Moiss. et Sheshuk. в : Темнискова-Топалова и др., Бот. журн. 1981 : 1310, рис. 3, *3*. — *P. miocenicus* (Krasske) Moiss. et Sheshuk. в : Темнискова-Топалова и др., Бот. журн. 1981: 1310, рис. 4, *2—8*; Моисеева и др., Нов. сист. низш. раст. 1984 : 32, см. рис., 1 -6 на вкл.).

Клетки одиночные. Панцирь дисковидный. Створки круглые, от плоских до концентрически-волнистых, 11 —34 мкм в диам. Центральное поле небольшое, с одной или несколькими изолированными ареолами, либо бесструктурное; на отдельных экземплярах оно вовсе не выражено. Ареолы локулярные, с наружным крибрумом и внутренним фораменом, 16- 22 в 10 мкм, расположены в радиальных рядах, 15--24 в 10 мкм, образующих иногда неясные пучки. В прикраевой зоне имеется 3—6, редко 9 узких коротких гиалиновых полос, в основании которых на границе с загибом створки размещены двугубые выросты, расположенные в одном кольце с шипами. Снаружи двугубые выросты представлены выступающими трубками, а на внутренней поверхности створки имеют короткую узкую трубку с широкой плоской вершиной. На границе лицевой части створки и загиба имеется ложный узелок. Загиб створки, 1--2 мкм выс., с 3 —6 мелкими ареолами в вертикальном ряду и 26--32 рядами ареол в 10 мкм (табл. I, *7, 8*; табл. II, *1--3*).

Тип: Зап. Сибирь, правый берег р. Тым в 10 км ниже юрт Пыль-Карамо, урочище Компасский Бор, обнажение Белый яр; глины, верхний миоцен, в массе; коллекция М. Г. Горбунова, 1952 г.; хранится в Лаборатории геологии и палеопотамологии антропогена Института геохимии и геофизики АН БССР (Минск), № 1 Т.

Данный вид с внутренней стороны створки сходен с *Actinocyclus* sp., выявленным в древнеозерных отложениях миоцена близ Clarkia, на севере штата Idaho в США (Bradbury et al., 1985 : pl. 2, fig. 1—7; pl. 3, fig. 1—6), но отличается от него наличием отчетливо выступающих наружных трубок двугубых выростов и присутствием шипов на границе с загибом створки.

Пресноводный вымерший вид.

Поздний миоцен — Зап. Сибирь, Приморский край.

Actinocyclus sp. — *Coscinodiscus gorbunovii* var. *ethmodiscoides* Moiss. в: Шешукова-Порецкая, Моисеева, Нов. сист. низш. раст. 1964: 96, табл. III, фиг. 1—7; Моисеева, Атлас неоген. диат. водор. 1971: 33, табл. XVI, фиг. 2—9; Рубина, Нов. сист. низш. раст. 1976: 56, табл. II, фиг. 3). — *Actinocyclus* sp. cf. *Coscinodiscus gorbunovii* Sheshuk. sensu Bradbury, Proc. 7 Int. Diatom. Symp. 1984: pl. 1, fig. 1—6.

Панцирь низкоцилиндрический, с воротничковидными гиалиновыми вставочными ободками. Створки круглые, с выпуклым или вогнутым центром или концентрически-волнистые, 21—70 мкм в диам. Центральное поле не выражено либо с одной—несколькими изолированными ареолами. Ареолы локулярные, с крибрумом на наружной поверхности створки и фораменом на внутренней, 10—14 в 10 мкм; размещены в радиальных рядах, 10—16 в 10 мкм, образующих неясные или отчетливые пучки. На границе лицевой части створки и загиба часто имеется гиалиновое кольцо с отдельными рассеянными ареолами и ложный узелок. Загиб створки, 3—5 мкм выс., содержит 5—8 мелких ареол в вертикальном ряду и 20—26 рядов ареол в 10 мкм. В верхней части загиба выделяются короткие гиалиновые полосы, в основании которых расположены двугубые выросты (14—18, реже 5—9). Последние на внутренней поверхности загиба имеют короткую, широкую, уплощенную трубку с расширенным концом и длинной узкой щелью, ориентированной в основном тангенциально, а снаружи заканчиваются круглым отверстием (табл. I, *6*; табл. II, *4—6*).

От *Actinocyclus gorbunovii* (в типовом материале) отличается более грубой ареолированностью лицевой поверхности створки и иной структурой двугубого выроста.

От *Coscinodiscus miocenicus* Krasske (1934: 23, fig. 5—7) отличается концентрической волнистостью створок, наличием вставочных ободков и в целом более крупными размерами створок. Отсутствие изображений типового материала *C. miocenicus* в СЭМ также не позволяет уверенно идентифицировать с ним охарактеризованный выше таксон.

Пресноводный вымерший вид.

Ранний миоцен — Зап. Сибирь. Поздний миоцен — Приморский край. Вне СССР: средний миоцен — запад США.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Макарова И. В. Новые таксономические комбинации в роде *Actinocyclus* Ehr. *(Bacillariophyta)* // Нов. сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 96—99. — *Моисеева А. И.* Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края. Л.: Недра, 1971. 152 с. — *Моисеева А. И., Николаев В. А., Шешукова-Порецкая В. С.* О положении *Pontodiscus miocenicus* (Krasske) Moiss. et Sheshuk. в системе *Bacillariophyta* // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 31—32. — *Рубина Н. В.* Новые виды рода *Coscinodiscus* Ehr. из туртасской свиты Западно-Сибирской низменности // Нов. сист. низш. раст. 1967. Т. 4. С. 63—68. — *Рубина Н. В.* Новые и редкие виды родов *Coscinodiscus* Ehr. и *Aulacodiscus* Ehr. из континентальных верхнеолигоценовых и нижнемиоценовых отложений Западно-Сибирской низменности // Нов. сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 54—59. — *Темнискова-Топалова Д. Н., Козыренко Т. Ф., Моисеева А. И., Шешукова-Порецкая В. С.* Новый род *Pontodiscus (Bacillariophyta)* // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 9. С. 1308—1311. — *Шешукова-Порецкая В. С., Моисеева А. И.* Новые и интересные пресноводные диатомовые водоросли из неогена Западной Сибири и Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. 1964. Т. 1. С. 92—103. — *Andersen R. A., Medlin L. K., Crawford R. M.* An investigation of the cell wall components of *Actinocyclus subtilis (Bacillariophyceae)* // J. Phycol. 1986. Vol. 22. P. 466—479. — *Bradbury J. P.* Fossil *Actinocyclus* species from freshwater Miocene deposits in China and the United States // Proceedings of the Seventh International Diatom Sumposium, Philadelphia, August 22—27, 1982. Koenigstein: Koeltz, 1984. P. 157—171. — *Bradbury J. P., Dieterich K. V., Williams J. L.* Diatom flora of the Miocene Lake beds near Clarkia in northern Idaho // Pacific Division of the American Association for the Advancement of Science, 1985. P. 33—59. — *Fryxell G. A., Hasle G. R. Coscinodiscineae:* some consistent patterns in diatom morphology // Beih. Nova Hedw. 1974. Beih. 45. S. 69—96. — *Hasle G. R.* Morphology and taxonomy of *Actinocyclus normanii* f. *subsalsa (Bacillariophyceae)* // Phycologia. 1977. Vol. 16, N 3. P. 321—328. — *Krasske G.* Die Diatomeenflora der Hessischen Kieselgurlager // Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss.

Math.-naturwiss. Kl. 1934. Abt. 5. Beitr. Z. Oberrheinischen Fossilkatalog 9. S. 3—27. — *Rehakova Z.* Fossile Diatomeen der südböhmischen Beckenablagerungen // Rozpr. Ústředn. ústavu geol. 1965. N 32. P. 1—96. — *Ross R., Sims P. A.* Observations on family and generic limits in the *Centrales* // Nova Hedw. 1973. Beih. 45. S. 97—121. — *Simonsen R.* On the pseudonodulus of the centric diatoms, or *Hemidiscaceae* reconsidered // Nova Hedw. 1975. Beih. 53. S. 83—94. *Simonsen R.* Note on the diatom genus *Charcotia* M. Reragallo // Bacillaria. 1982. Vol. 5. P. 101—116. — *Villareal T. A., Fryxell G. A.* The genus *Actinocyclus (Bacillariophyceae):* frustule morphology of *A. sagittulus* sp. nov. and two related species // J. Phycol. 1983. Vol. 19. P. 452—466.

Институт геохимии и геофизики АН БССР,
Минск,
Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт,
Ленинград,
Ленинградский государственный университет,
Индустриальный институт,
Тюмень.

Получено 10 VII 1989.

УДК 561 : 581.9 : 551.782.13(478.9)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 10

А. Г. Штефырца

СЕМЕЙСТВА *FAGACEAE* И *AQUIFOLIACEAE* РАННЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЫ БУРСУКА (МОЛДАВИЯ)

A. G. STEPHYRTZA. THE FAMILIES *FAGACEAE* AND *AQUIFOLIACEAE* IN THE EARLY SARMATIAN FLORA OF BURSUK (MOLDAVIA)

Из раннесарматской флоры Бурсука описаны виды *Castanea gigas* (Goepp.) Iljinskaja, *Quercus moldavica* Stephyrtza sp. nov., *Ilex sphenophylla* Ung., а также делается обзор ископаемых родов и видов этих семейств в сармате Молдавии.

Настоящая статья является продолжением серии публикаций (1974—1989 гг.) результатов исследования раннесарматской флоры Бурсука. Мы изучили 81 остаток листьев, из которых 36 относятся к сем. *Fagaceae*, а 45 — к *Aquifoliaceae*.

Из сем. *Fagaceae* установлены: новый вид дуба *Quercus moldavica* Stephyrtza sp. nov. (27 остатков), близкий к переднеазиатскому *Q. libani* Oliv., вид *Castanea gigas* (Goepp.) Iljinskaja (6 остатков), близкий к китайскому *C. mollissima* Blume и 3 остатка, дополняющих характеристику ранее описанного *Quercus pseudorobur* Kov., из группы робуроидных дубов.

В ископаемом состоянии на территории Молдавии виды сем. *Fagaceae* обнаружены как по остаткам листьев, так и по пыльце. Впервые о находке остатков *Quercus* cf. *drymea* Ung. в нижнесарматской флоре с. Липканы сообщает А. Н. Криштофович (1912). Виды *Castanea gigas* (Goepp.) Iljinskaja, *Quercus pseudocastanea* Goepp., *Q. pseudorobur* выявлены по остаткам листьев в нижнесарматской флоре Наславчи (Якубовская, 1955; Андреев, 1960). Т. А. Якубовская (1955) по пыльце (по данным А. А. Чигуряевой) отсюда же отмечает *Castanea*, а Е. Н. Ананова и Е. З. Мицул (1970) — *Quercus* и *Castanea*.

Для нижнесарматской флоры Севериновки по пыльце были приведены *Quercus, Castanea, Fagus* (Мицул, 1977), а по остаткам листьев — *Fagus* cf. *attenuata* Goepp., *Castanea gigas* и *Quercus kubinyi* (Kov. ex Ettingsh.) Czecz. (Штефырца, 1988а), последний выявлен и в понте Московея (Штефырца, 1978).

Для раннесарматской флоры Бурсука по пыльце приведены роды *Fagus, Quercus, Castanea* (Мицул, 1977), а по остаткам листьев — *Quercus pseudorobur* Kov. (Штефырца, 1974). Интересно, что во всех названных флорах преобладают остатки рода *Castanea*, в меньшем числе обнаружен *Quercus* и единично — *Fagus*.

Из сем. *Aquifoliaceae* определен вид *Ilex sphenophylla* Ung., описанный F. Unger (1847) из среднего миоцена Паршлуга (Австрия). Нами выявлено, что к этому полиморфному виду относятся также остатки из Парнилуга, описанные Unger (1864) под названиями *Ilex neogena* Ung. и *Quercus aspera* Ung. *I. sphenophylla* проявляет некоторые признаки сходства с современными китайскими видами *I. dipyrena* Wall. и *I. pernyi* Franch. Представители сем. *Aquifoliaceae* по остаткам листьев выявлены впервые, ранее в этой же флоре была обнаружена пыльца *Ilex* (Мицул, 1977).

Таким образом, наши исследования выявили новый вид рода *Quercus*, вид *Castanea gigas* и подтвердили наличие в раннесарматской флоре Бурсука *Quercus pseudorobur*, а также *Ilex sphenophylla*, который впервые указывается для сармата Молдавии и СССР.

Данные этой статьи дополняют состав флоры Бурсука до 67 видов.

Все описанные образцы хранятся в Ботаническом саду АН МССР (КБС), кол. 1, 4, 11. Фотографии выполнены Г. И. Петровой, рисунки — автором.

Автор пользуется случаем поблагодарить И. А. Ильинскую за ценные советы при оформлении данной статьи.

Ниже приводятся описания и изображения ископаемых видов растений.

Fagaceae

Castanea gigas (Goepp.) Iljinskaja[1]

(табл. 1, *6, 7*; рис. 1, *1—5*)

C. gigas (Goepp.) Iljinskaja, 1980, Сист. и эвол. высш. раст.: 23; Ильинская, 1982, Иск. цв. раст. СССР, 2 : 75, табл. 33, *1—3*, табл. 37, *9*; Шварева, 1983, Миоцен. фл. Предкарпатья: 84, табл. 62, *1*; рис. 15, *10*; Гохтуни, Тахтаджян, 1988, Бот. журн., 73, 12 : 1708, табл. I, *3, 3*;[1] Штефырца, 1988а, Бот. журн., 73, 5 : 655, рис. 4, табл. I, *1—5*, табл. II, *3, 4*; Шварева, 1989, Верхнебаденская флора Залесцев: 52, табл. 3, *3, 4*, табл. 6, *1, 2*, табл. 12, *1*, табл. 22, *3, 4, 6*. – *Castanea* sp. Штефырца, 1989, Изв. АН МССР, 1 : 17. – *Quercus gigas* Goepp., 1855, Tert, Fl. Schossnitz: 16, tab. 8, fig. 2. — *Q. crassinervia* Goepp. 1855, l. c.: 16, tab. 8, fig. 1. *Castanea atavia* auct. non Ung.: Reichenbach, 1919, Jb. Preuss, Geol. Landesanst. 38/2, 1/2: 130, tab. II, fig. 6—8, tab. 12, fig. 14, textfig. 14—16. — *Quercus kubinyi* auct. non (Kov. ex Ettingsh.) Czecz.: Штефырца, 1978, Бот. журн., 63, 6 : 790, рис. 2, *1*, рис. 3, *1, 4*.

Голотип: отпечаток листа, сармат, Сосница (Польша) (Goeppert, 1855, l. c., p. 16, tab. VIII, fig. 2, sub nom. *Quercus gigas* Goepp.); Reichenbach, 1919, l. c., p. 130, tab. 12, fig. 14, sub nom. *Castanea atavia* Ung.; Ильинская, 1982, l. c., табл. 33, *1—3*, sub nom. *Castanea gigas* (Goepp.) Iljinskaja.

Исследованные экземпляры. Кол. 1: 599, 601 с противоотпечатком 601 А, 609, 616, 641, 646.

Данный вид представлен в коллекции 6 неполными остатками листьев, из них 4 (1 с противоотпечатком) представляют собой $^2/_3$ листовой пластинки, остальные 2 — отдельные фрагменты. Листья эллиптические или удлиненно-эллиптические, вероятная длина около 7 см. У отпечатка 646 сохранилось 5.5 см (табл. I, *7*; рис. I, *1*), а у 601 и 641 — 5 8 см (рис. 1, *3, 4*). Наибольшая ширина 3 см в середине листа или выше ее. Основание округлое или клиновидное. Верхушка не сохранилась. Край зубчатый; зубцы небольшие с остевидным окончанием (табл. I, *2*), иногда зубцы с закругленными краями (рис. 1, *5*), реже край волнистый. На отпечатке 599 нижний зубец с дополнительным зубчиком. Выемки между зубцами широкие и неглубокие. Главная жилка постепенно утончается к верхушке листа. Вторичные жилки сохранились в числе 8—9 пар, очередные или супротивные, параллельные или веерообразно расходящиеся,

---

[1] Наиболее полная сводка данных по 1980 г. приведена Ильинской (1982).

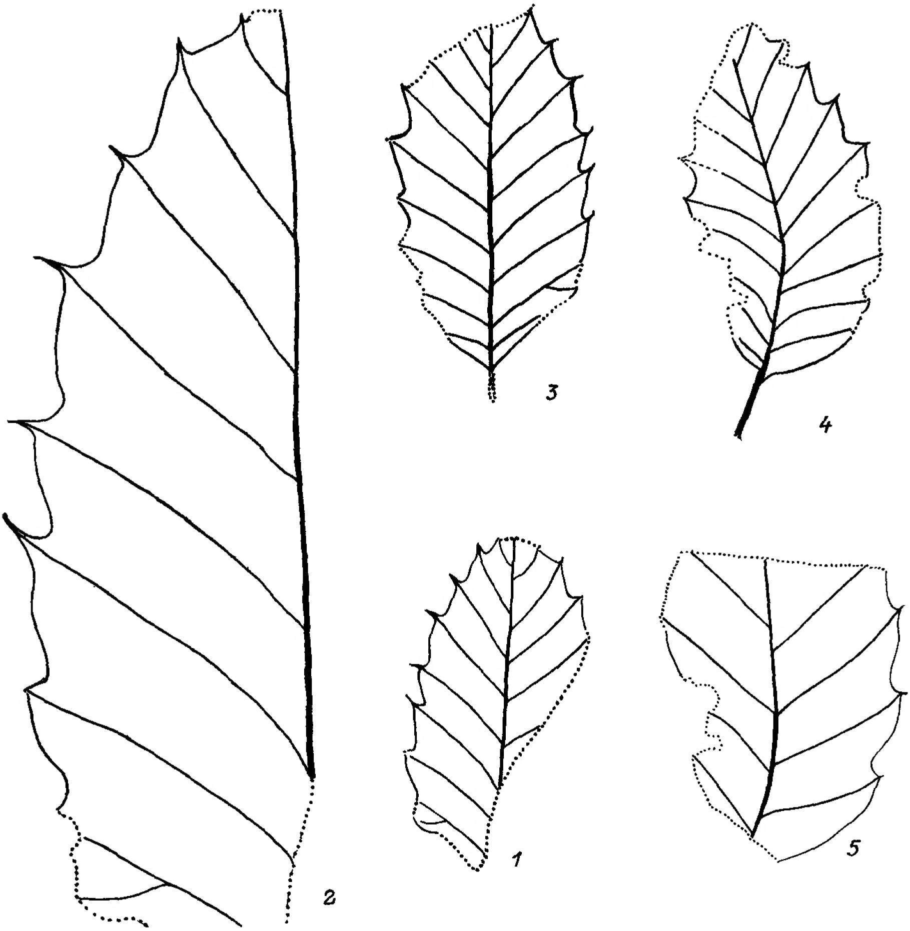


Рис. 1. *Castanea gigas.*

1 – отп. 646, нат. вел.; *2* – он же, фрагмент края, ×3; *3* – отп. 641, нат. вел.; *4* – отп. 601, нат. вел.; *5* – отп. 609, ×1.8.

часто слегка отогнутые, нижние отходят от главной под углом 55—60°, верхние — 45°. Самая нижняя пара жилок короткая, недоразвитая, заканчивается в цельном крае основания. Расстояния между вторичными жилками неравные, от 5 до 8 мм. На отпечатках 641 и 646 одна из нижних вторичных жилок имеет по одному ветвлению. Сохранились неполные черешки 1 см дл. (отп. 599, 601).

Третичные жилки рыхлые, образуют вытянутые прямоугольные петли, более или менее перпендикулярны к вторичным, они соединены между собой компактной сетью полигональных ячеек, внутри которых под бинокуляром просматриваются тонкие ответвления жилок следующего порядка.

Описываемые листья отличаются от голотипа, а также от большинства описанных в палеоботанической литературе только меньшими размерами, а от современных листьев – меньшей величиной и отсутствием вставочных жилок.

Современным близким видом Ильинская считает *Castanea mollissima* Blume, обитающий в Восточном и Южном Китае в горах на высоте от 600 до 2500 м над ур. м. и образующий небольшие леса.

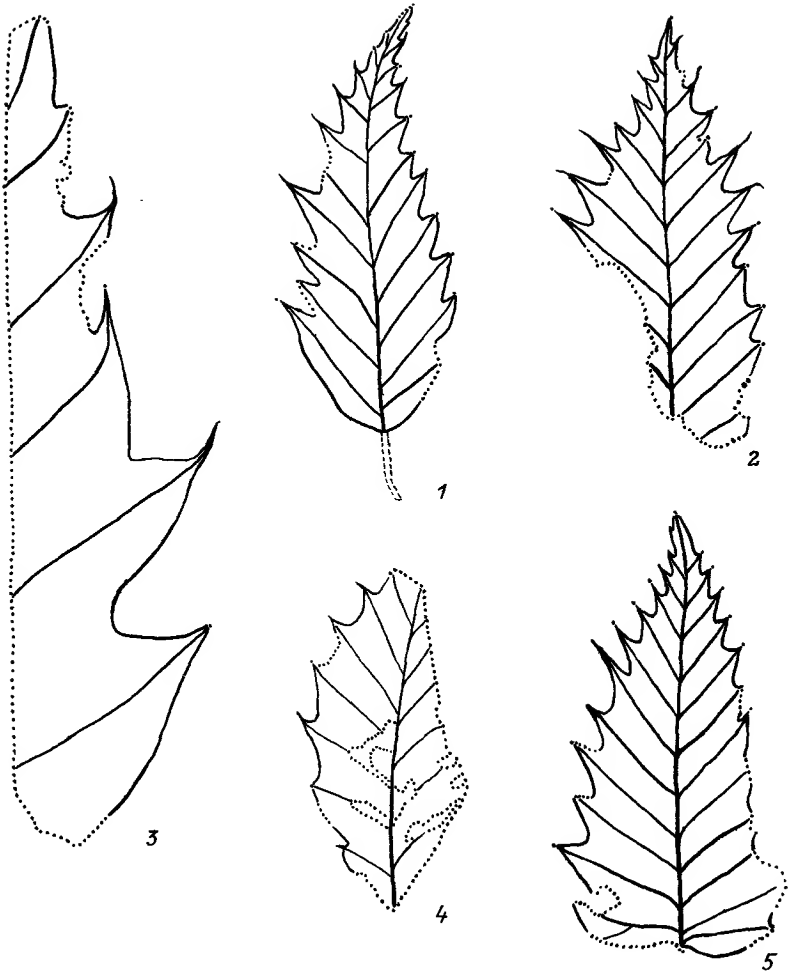


Рис. 2. *Quercus moldavica.*

1 — отп. 639, голотип, нат. вел.; *2* — отп. 617, нат. вел.; *3* — отп. 648, ×3; *4* — отп. 600, нат. вел.; *5* — отп. 597, нат. вел.

Quercus moldavica Stephyrtza sp. nov.

(табл. I, *1—3*; табл. II, *15—16*; рис. 2, *1—5*)

Диагноз. Листья удлиненно-яйцевидные, реже ланцетные, обычно с широким основанием. Верхушка заостренная, оттянутая. Зубцы крупные треугольные, почти симметричные, щетинистые, длина щетинок до 4 мм. Вторичные жилки в числе от 8 до 14 пар.

Голотип: экземпляр 639, кол. 1, нижний сармат с. Бурсук, хранится в Ботаническом саду АН МССР.

Исследованные экземпляры. Кол. 1: 597, 598, 600, 602, 603—605, 607, 608, 610, 611 с противоотпечатком 611А, 612, 613, 615, 617, 639, 640, 642—645, 647—649, 1388; кол. 11 : 211, 233.

Описываемый вид представлен в коллекции 27 остатками листьев различной сохранности, из них почти полные отпечатки 597, 602, 603, остальные представляют фрагменты нижней и средней, верхней или нижней частей, или небольшие участки края. Листья удлиненно-яйцевидные, реже ланцетные, достигают размеров от 5.5 до 8.5 см дл. и от 2 до 4 см шир., пластинка листа широкая в основании, постепенно сужается к верхушке. Основание листьев округлое, округло-клиновидное, слегка асимметричное, клиновидное, широкосердцевидное. Верхушка узкая, заостренная, оттянутая, кончик нигде не сохранился. Край зубчатый; зубцы крупные, треугольные, почти асимметричные, оттопыренные, острощетинистые, длина щетинок до 3–4 мм (табл. I, *1, 2*). Выемки между зубцами неглубокие, с округлым дном. Главная жилка в основании 2 мм толщ., постепенно утончается к верхушке. Вторичные жилки у большинства листьев в числе 10–12, иногда 8 (отп. 602), не более 14 (отп. 617), частые, параллельные, расстояние между ними 7—9 мм, очередные или попарно сближенные, отходят от главной — нижние под углом 50—70°, верхние — 60—65°, прямые, а затем к краю слегка отогнутые, кончаются в зубцах. Третичные жилки частые, по 5—7 на 1 см, прямо или косо отходят от вторичных, изгибаясь, доходят до следующей жилки, иногда дихотомируют, анастомозы образуют мелкую полигональную сеть жилок. На отпечатках 611, 639 сохранился неполный черешок около 2 см дл.

Вид из Бурсука обнаруживает некоторое сходство с *Q. drymeja* Ung., установленного Unger (1847, p. 113, tab. 32, fig. 1–4) из среднего миоцена Паршлуга (Австрия), по частоте вторичных жилок и вытянутой заостренной верхушке. Однако у молдавского вида дуба более широкая листовая пластина, крупные, почти симметричные зубцы с длинными щетинками и широким основанием (у *Q. drymeja* оно узкоклиновидное, длинновытянутое).

От другого ископаемого вида *Q. kuschukensis* Kornilova, установленного из миоценовых отложений Кушука (Корнилова, 1960), описываемый вид отличается удлиненно-яйцевидной формой листа, треугольными, крупными, почти симметричными зубцами с длинными щетинками, частыми параллельными вторичными жилками и более острым углом их отхождения.

Из современных видов, просмотренных в Гербарии Ботанического института АН СССР, ближе всего *Q. libani* Oliv. из секции *Cerris* Dumort, субсекции *Aegilops* (Reichenb.) Menits. Листья этого вида близки к нашим по форме основания, характеру зубцов, числу вторичных жилок, отличаясь широколанцетной формой листьев с клиновидным основанием и более острым углом отхождения вторичных жилок.

Современный *Q. libani* — дерево до 12 м выс., сравнительно мезофильный вид. Распространен в Юго-Западной Азии: Анатолия, Западный Тавр, турецкая Армения (на север до 40° с. ш.), Загрос (до широты Сулеймании и Керманшаха), Амунас, Ансарья, Ливан на высоте 1000–2000 м над ур. м. (Меницкий, 1984 : 79).

Aquifoliaceae

Ilex sphenophylla Ung.

(табл. II, *1—14*; рис. 3, *1—8*)

I. sphenopylla Ung., 1847, Chl. protogaea: 148, tab. 50, fig. 9; Unger, 1850, Gen. et sp. plant. fos.: 461; Unger, 1864, Syl. plant. fos., 2 : 12, pro p., tab. 3, fig. 1, 3–5. — *I. neogena* Ung., ibid.: 13 pro p., tab. 3, fig. 9. — *Ilex* sp. Штефырца, 1988б, Актуальные вопросы ботаники в СССР: 99; Штефырца, 1989, Изв. АН МССР, 1: 17. — *Quercus aspera* Ung., 1847, l. c.: 108, tab. 30, fig. 1–3, 4 (верхний).

Лектотип: Отпечаток листа, описанный Unger (1847, l. c., tab. 50, fig. 9, нижний) из среднего миоцена Паршлуга (Австрия).

Исследованные экземпляры. Кол. 1: 812, 1178, 1286—1290, 1302–1318, 1334—1348, 1364, 1387; кол. 4: 20—22; кол. 11: 241.

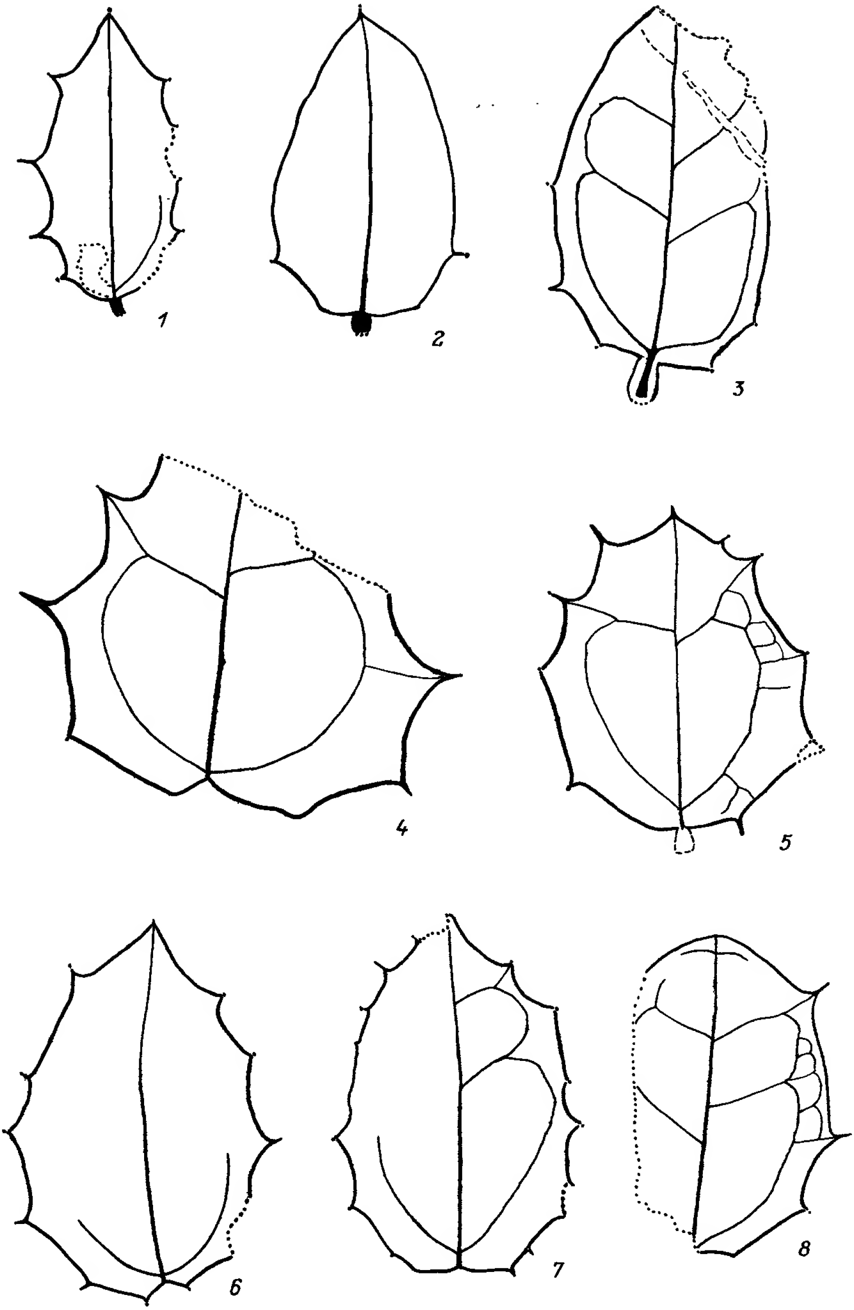


Рис. 3. *Ilex sphenophylla.*

1 отп. 1311, ×2; *2* – отп. 1307, ×2; *3* отп. 1335, ×3; *4* отп. 1303, ×2; *5* отп. 812, ×3; *6* – отп. 1305, ×2; *7* – отп. 1306, ×2; *8* – отп. 1287, ×3.

Вид представлен в нашей коллекции 45 остатками листьев различной сохранности: есть целые (отп. 21, 812, 1290, 1305, 1307, 1311), почти целые, у которых отсутствуют небольшие участки (отп. 20, 22, 1289, 1310, 1316, 1317, 1335, 1338, 1341, 1345), но преобладают неполные листья без верхней или нижней частей. Листья жесткой консистенции, продолговато- или широкояйцевидные, реже округлые, их длина колеблется от 1.1 до 3.2 см при ширине от 1 до 2.8 см.; наибольшая ширина листьев в нижней части или около середины. Основание широкое, округлое или слегка сердцевидное, часто с небольшими шиповатыми зубцами, направленными в стороны. Верхушка быстро суживается, острая или заостренная, иногда широкая, заканчивается шиповидным зубцом, реже она округлая, тупая. Большая часть листьев с зубчато-выемчатым краем, выемки плоские или более глубокие, округлые, некоторые листья в верхней и средней части цельнокрайние, только в нижней с двумя парами шиповатых зубцов. Зубцы небольшие с острыми шипиками (у многих листьев их кончики обломаны), в числе от 4 до 14 на листе, в верхней части более крупные, чем в нижней. Вдоль края листа обычно заметная узкая темная гомогенная полоса. Главная жилка прямая, в основании не более 0.8 мм, к верхушке сильно утончается (паутиновидная). Несколько выше основания листьев под углом 50—65° отходит одна пара тонких супротивных, дуговидных, иногда слегка угловатых, базальных жилок, проходящих с небольшим отступом от края листа до его середины или выше ее, где они дуговидно загибаются и соединяются с нижними вторичными жилками. Вторичные жилки в числе 3 пар отходят под углом 75—80°, попарно сближенные, верхние иногда супротивные, прямые, соединяются арками, которые проходят на том же расстоянии от края листа, что и базальные. Вдоль дуг базальных и вторичных жилок на некоторых отпечатках виден ряд тонких петель и отходящие от дуг прямые очень тонкие ответвления в зубцы или же верхние вторичные жилки, которые, несколько изгибаясь, заканчиваются краспедодромно в зубцах. На большинстве отпечатков кроме этих жилок видны только жилки последнего порядка, образующие мелкие ячейки, а на образце 1287 (рис. 3, *8*) хорошо видны третичные жилки, проходящие почти перпендикулярно главной, и несколько более тонкие перпендикулярные им жилки 4-го порядка, образующие крупные ячейки. Сохранился крылатый черешок 1 мм дл. (отп. 1290, 1307, 1317, 1335; рис. 3, *3*, *5*).

Unger сближал *Ilex sphenophylla* Ung. с *I. cuneifolia* L., однако последний не относится к роду *Ilex* — это *Iodina cuneifolia* L. из сем. *Santalaceae*, распространенная в Аргентине. По типу жилкования *I. cuneifolia* существенно отличается от *Ilex*.

Для *Ilex neogena* Ung. близкого современного вида не приведено. Вид, описанный как *Quercus aspera* Ung., несомненно также относится к рассматриваемому виду *Ilex* по наличию высоко поднимающихся базальных жилок, отчетливо видных на изображениях. Все листья, описанные как *Q. aspera*, отличаются от остальных крупными размерами.

Нами была проделана работа по выявлению близкого в современной флоре аналога. Просмотрено около 200 видов, однако найти близкого не удалось. Очевидно, описанный нами вид — вымерший представитель секции *Aquifolium* Maxim., из которой мы выявили 2 современных вида, проявляющих некоторые признаки сходства с бурсукскими. Один из них — *Ilex dipyrena* Wall., у которого мелкие листья с жесткой консистенцией, широкое сердцевидное с мелкими шиповатыми зубцами основание, выемчато-зубчатый край, крылатый черешок. Отличается он более узкими яйцевидными листьями, широкой вытянутой верхушкой, большим числом вторичных жилок и короткими базальными жилками, поднимающимися до середины листа.

Современный *I. dipyrena* — кустарник до 3 м выс., произрастающий в Китае на скалистых склонах на высоте 1700—2000 м над ур. м. (гербарный лист № 1037, сборы 1955 г. Собрали Ал. Федоров, И. Линчевский, М. Кирпичников).

Другой китайский вид — *Ilex pernyi* Franch. — это небольшой кустарник 1—2 м выс., который более близок к нашему по числу вторичных и наличию базальных жилок, поднимающихся высоко до середины, но отличается узкой длинно вытянутой верхушкой, крупными зубцами и наличием ниже базальных одной пары жилок, идущих в зубцы основания (гербарный лист, собранный Потаниным 23 II 1893 в горах провинции Шенси).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананова Е. Н., Мицул Е. З. Новые данные о раннесарматской флоре с. Наславча // Палеонтологические исследования верхнего кайнозоя Молдавии. Кишинев: РИО АН МССР, 1970. С. 61—68. — *Андреев В. Н.* О нижнесарматской флоре Молдавии // Изв. Молд. фил. АН СССР. 1960. № 4 (58). С. 3—16. *Гохтуни Н. Г., Тахтаджян А. Л.* Дополнительные данные о позднесарматских растениях из нахичеванских соленосных отложений // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1708—1710. — *Ильинская И. А.* К систематике ископаемых *Fagaceae* СССР (установленных по остаткам листьев и цветков и отпечаткам плодов) // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 20—29. — *Ильинская И. А. Castaneae* Mill. Виды, установленные по листьям // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 2. С. 73—76. *Корнилова В. С.* Нижнемиоценовая флора Кушука (Тургайский прогиб). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. 112 с. — *Криштофович А. Н.* Новые находки молодой третичной и послетретичной флоры в Южной России // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. 1912. Т. 39. С. 1—10. — *Меницкий Ю. Л.* Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 315 с. — *Мицул Е. З.* Сравнительный анализ результатов изучения ископаемой флоры Молдавии различными палеоботаническими методами // Фаунистические комплексы и флоры кайнозоя Причерноморья. Кишинев: Штиинца, 1977. С. 93—114. — *Шварева Н. Я.* Миоценовая флора Предкарпатья. Киев: Наук. думка, 1983. 160 с. *Шварева Н. Я.* Верхнебаденская флора Залесцев. Киев: Наук. думка, 1989. 80 с. — *Штефырца А. Г.* Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев: Штиинца, 1974. 144 с. — *Штефырца А. Г.* К познанию понтической флоры Молдавии // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 6. С. 785—796. — *Штефырца А. Г.* О раннесарматской флоре с. Севериновка в Молдавии (по отпечаткам листьев) // Бот. журн. 1988а. Т. 73, № 5. С. 652—659. *Штефырца А. Г.* Материалы к раннесарматской флоре Бурсука // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII съезда ВБО. Алма-Ата: Наука, 1988б. С. 580. — *Штефырца А. Г.* Раннесарматская флора Бурсука, степень ее изученности и характерные особенности (по результатам исследования отпечатков листьев) // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1989. № 1. С. 17—19. *Якубовская Т. А.* Сарматская флора Молдавской ССР // Флора и систематика высших растений. Сер. 1. 1955. Вып. 11. С. 7—108. — *Goeppert H.* Die tertiäre Flora von Schossnitz in Schlesien. Görlitz, 1855. 52 S. — *Reichenbach R.* Conifer und Fagaceen // Jahrb. Preussisch. Geol. Landesanst. 1919. Bd 38. Tl 2. Hf 1—2. S. 4—144. — *Unger F. Chloris protogaea.* Beiträge zur Flora der Vorwelt. Leipzig, 1847. 150 S. — *Unger F.* Genera et species plantarum fossilium. Vindobonae, 1850. 627 p. — *Unger F.* Sylloge plantarum fossilium // Denkschriften der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Wien, 1864. Bd 22. S. 1—36.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 6 X 1989.

УДК 005 : 582.669.24(479)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 10

И. В. Соколова

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *CERASTIUM* (*CARYOPHYLLACEAE*) С КАВКАЗА

I. V. SOKOLOVA. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *CERASTIUM* (*CARYOPHYLLACEAE*) *FROM THE CAUCASUS*

Даны описания двух новых для науки видов типовой секции рода *Cerastium (Caryophyllaceae)* с Кавказа.

1. Cerastium annae I. Sokolova sp. nov.[1] (Sect. *Cerastium*). — Planta perennis, (6) 10—15 cm alt.; caules ascendentes; folia ab anguste lanceolatis et anguste ovatis ad oblongo-ovata, 10—20 mm lg., 3—5 mm lt., apice acuminata. Flores in dichasiis (1)2—9-floris, pedicelli calycibus 1.5—3.5-plo longiores; bracteae infimae foliaceae vel ad margines membranaceae, reliquae semper ad margines membranaceae, 4—6 mm lg.; sepala ab anguste ovatis ad oblongo-ovata, 5—9 mm lg., 1.7—2.4 mm lt.; petala emarginata, sepalis 1.5—2-plo longiora. Indumentum lanato-tomentosum, e pilis simplicibus (non glanduliferis), albis, tenuibus, crispis, 0.5—1.4 mm lg. compositum, praecipue inflorescentiam et caulem obtegens; folia imprimis secundum margines et nervum medium pubescentia. Capsulae rectae, calycibus ca. 1.5-plo longiores, dentibus suberectis, marginibus leviter convolutis. Semina 1.6—2 mm lg., fusca vel atrofusca, testa facile decedente. Fl. VII—IX. Fr. VII—IX.

---

[1] Вид назван в честь известной исследовательницы флоры Кавказа Анны Лукиановны Харадзе.

Typus: Transcaucasia occidentalis, jugum Megrelicum (Egrissicum), in declivi occidentali montis Dzhvari, in schistosis calcareis, 2700 m s. m., 9 VIII 1947, A. Kolakovsky (LE).

Affinitas. A specie proximo *C. ponticum* Albov indumento minus denso e pilis nonnihil tenuioribus seminibusque majoribus (1.6—2, non 1—1.5 mm lg.) testa decedente differt; a specie *C. polymorphum* Rupr. indumento tenui lanato-tomentoso differt.

Многолетник (6)10—15 см выс.; стебли восходящие; листья от узколанцетовидных и узкояйцевидных до продолговато-яйцевидных, 10—20 мм дл., 3—5 мм шир., на верхушке заостренные. Цветки в дихазиях по (1)2—9, цветоножки в 1.5—3.5 раза длиннее чашечек; нижние прицветники листовидные или с пленчатым краем, остальные всегда пленчатокрайные, 4—6 мм дл.; чашелистики от узкояйцевидных до продолговато-яйцевидных, 5—9 мм дл., 1.7—2.4 мм шир.; лепестки выемчатые, в 1.5—2 раза длиннее чашелистиков. Опушение шерстисто-войлочное, состоящее из простых (не железистых), белых, тонких, курчавых волосков, 0.5—1.4 мм дл., покрывающее в основном соцветие и стебель; листья опушены преимущественно по краям и средней жилке. Коробочки прямые, примерно в 1.5 раза длиннее чашечки, с почти прямыми, по краям слегка завернутыми зубцами. Семена 1.6—2 мм дл., бурые или темно-бурые, с легко отслаивающейся кожурой. Цв. VII—IX. Пл. VII—IX.

На известняковых скалах и осыпях, 2000—2700 м над ур. м.

Географическое распространение. Эндемик Западного Закавказья (Эгрисский хр.).

Тип: Западное Закавказье, Мегрельский (Эгрисский) хр., западный склон горы Джвари, известняковые осыпи, 2700 м над ур. м., 9 VIII 1947, А. Колаковский (LE).

Паратипы: Мингрелия, хр. Асхи, 2000 м над ур. м., 20 VII 1937, Панютин (LE). Массив Асхи, северный обрыв, известняки, на скалах, 2100 м над ур. м., 7 IX 1987, Читанава (LE). Leczhumi: in angustiis fl. Djonoula, ad declivum boreale m. Ashi, in schistosis calcareis, 2200 m, 10 VIII 1980, Kimeridze, Arabuli (TGM); ad fontes fl. Djonoula, Djvari, in schistosis calcareis, 2000 m s. m., 8 VIII 1980, Kimeridze, Arabuli (TGM).

Родство. От близкого вида *C. ponticum* Albov отличается менее густым опушением из несколько более тонких волосков и более крупными семенами (1.6—2, а не 1—1.5 мм дл.) с отслаивающейся кожурой; от вида *C. polymorphum* Rupr. отличается тонким шерстисто-войлочным опушением.

Возможно, к описываемому виду принадлежит по крайней мере часть растений, определенных как *C. ponticum* Albov var. *glabratum* Sachokia et Charadze (1978, Фл. Груз., 2-е изд., 4 : 50), а также намеченных к описанию как *C. dzhawachischwilii* Charadze in sched. Однако мы не можем судить об этом с уверенностью, не имея материала из Абхазии со зрелыми семенами.

2. Cerastium capillatum I. Sokolova sp. nov. (Sect. *Cerastium*). — Planta perennis, (13)15—25 cm alt.; caules ascendentes, suberecti; folia a linearibus ad anguste lanceolata et anguste ovata, (10)20—40 (50) mm lg., (1.5)2.5—5 mm lt., apice acuminata. Flores in dichasiis (1)2—6-floris, pedicelli calycibus 1.5—4-plo longiores, suberecti; bracteae omnes ad margines membranaceae, infimae 8—9 mm lg., reliquae 4.5—7 mm lg.; sepala 8—11 mm lg., 2—3.2 mm lt.; petala emarginata, sepalis ca. 1.5(1.3—1.8)-plo longiora; petala, stamina et ovarium glabra. Indumentum e pilis albis vel sordide albis, simplicibus (non glanduliferis), relative crassis, (0.5)1—2(2.5) mm lg., in caulibus valde crispis, intricatis, in foliis rarioribus minus crispis, in sepalis leviter crispis, ad apicem sepali directis constans. Capsulae et semina adhuc ignota. Fl. VI—VIII.

Typus: [Transcaucasia.] Herbarium provinciae Lori. Jugo Besobdal, mons Todor, in declivi septentrionali, 7000—8000 ped. s. m., 12 VIII 1920, A. Schelkovnikov (ERE, iso TGM).

Affinitas. A specie proximo *C. araraticum* Rupr. floribus majoribus cum sepalis ad 11 mm lg. et petalis ad 17 mm lg., habitu robustiore foliisque longioribus (ad 40—50 mm lg.) differt; a specie *C. argenteum* Bieb. foliis latioribus (ad 5 mm) et indumenti pilis crassioribus, in sepalis leviter crispis differt.

Многолетник (13)15—25 см выс.; стебли восходящие, почти прямостоячие; листья от линейных до узколанцетовидных и узкояйцевидных, (10)20—40(50) мм дл., (1.5)2.5—5 мм шир., на верхушке заостренные. Цветки в дихазиях по (1)2—6, цветоножки в 1.5—4 раза длиннее чашечек, почти прямостоячие; все прицветники пленчатокрайные, самые нижние 8—9 мм дл., остальные 4.5—7 мм дл., чашелистики 8—11 мм дл., 2—3.2 мм шир.; лепестки выемчатые, примерно в 1.5 (1.3—1.8) раза длиннее чашелистиков; лепестки, тычинки и завязь голые. Опушение состоит из белых или грязновато-белых, простых (не железистых) сравнительно толстых волосков, (0.5)1—2 (2.5) мм дл., на стеблях сильно курчавых, спутанных, на листьях более редких и менее курчавых, на чашелистиках слабо курчавых, направленных к верхушке чашелистика. Коробочки и семена неизвестны. Цв. VI—VIII.

На каменистых склонах, осыпях.

Географическое распространение. Горные системы Малого Кавказа.

Тип: [Закавказье]. Herbarium provinciae Lori. Безобдальский хр., гора Тодор, северный склон, 7000—8000 ф. над ур. м., 12 VIII 1920, А. Шелковников (ERE, iso — TGM).

Паратипы: Transcaucasia, Azerbajdzhan, Karabach, inter m. Kyrs et Alty-Tachta, 18 VII 1929, Achverdov, Doluchanov (BAK). Карсская обл., Кагызманский окр.: ущелье близ поста Железные Ворота (Демир-Капу), 4 VI 1913, Воронов (LE); ущелье близ поста Кюль-оглы, 5 VI 1913, Воронов (LE).

Родство. От близкого вида *C. araraticum* Rupr. отличается более крупными цветками с чашелистиками до 11 мм дл. и лепестками до 17 мм дл., более мощным габитусом и длинными листьями до 40—50 мм дл.; от вида *C. argenteum* Bieb. отличается более широкими (до 5 мм) листьями и более толстыми, на чашелистиках слабо курчавыми волосками опушения.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 X 1989.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(479.224)
© 1990

А. А. Колаковский, З. И. Адзинба, С. М. Читанава

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В АБХАЗИИ

A. A. KOLAKOVSKY, Z. I. ADZINBA, S. M. CZITANAVA. FLORISTIC FINDINGS IN ABKHAZIA

Впервые для флоры Абхазии приводятся новые роды автохтонных цветковых растений, известных во флоре СССР: *Acorus, Caldesia, Wolffia.* Из числа автохтонных кавказских видов для Абхазии приводятся 3 новых. Богатая адвентивная флора Абхазии дополнена 10 новыми видами, из которых 2 являются представителями новых родов для Кавказа, а 1 — для Абхазии.

За последние годы в результате экспедиционных исследований объектов растительного мира Абхазии продолжают обнаруживаться не только новые виды, но и роды цветковых растений; частью это элементы третичной реликтовой флоры, нуждающиеся в охране, а частью — адвентивные виды. Среди них имеются лекарственные и кормовые растения, а также сорные, распространение которых нежелательно.

Все вновь обнаруженные растения распределены по 3 группам.

I. Представители новых для флоры Абхазии родов

Acorus calamus L. — собран 17, 22 IX 1988 на мелководье у берегов оз. Бебесыр, а также на ситниковом болоте за береговым приморским песчано-галечным валом близ устья р. Гагида в Гальском р-не. Растение редкое во флоре Кавказа; отмечено в Западном Предкавказье, Восточном Закавказье, Южной Армении, а в Колхиде только в Аджарии и на оз. Палеостоми (Гроссгейм, 1940). Род, по-видимому, является производным тропического семейства, ныне распространен в Северном полушарии и найден в ископаемом состоянии в третичных отложениях Предуралья и Украины (Дорофеев, 1963). Вид третично-реликтовый, нуждается в охране и внесении в «Красную книгу». Лекарственное, эфироносное.

Caldesia parnassifolia (L.) Parl. — собран в оз. Бебесыр 23 IX 1988. Произрастает единичными экземплярами среди зарослей *Myriophyllum verticillatum*, на глубине до 60 см, с плавающими на поверхности воды листьями и погруженными недоразвитыми соцветиями, а также на сфагновых болотах в цветущем состоянии. Для флоры Кавказа отмечен впервые. Растение редкое в пределах Западной Евразии и субтропиков Северной Африки. Род олиготипный, близкие виды отмечены в тропиках Южной Азии, а также в Австралии. Один из них — *C. reniformis* (D. Don) Makino или близкий к нему — отмечен, кроме того, на Дальнем Востоке СССР (Цвелев, 1987). Род известен в ископаемом состоянии из олигоцена—плиоцена Западной Сибири, Белоруссии, Польши (Дорофеев, 1963). Судя по ископаемым остаткам рода, вид, вероятно, реликтовый, нуждается в охране и внесении в «Красную книгу», что рекомендовалось также для Белоруссии и Литвы (Парфенов и др., 1987).

Wolffia arrhiza (L.) Horkel ex Wimm. — собран в окрестностях оз. Бебесыр 21 IX 1988 в протоке заболоченного ольшанника (покрывал ее сплошным зеленым слоем). Встречается на Кавказе крайне редко, известен лишь из окрестностей Краснодара и Талыша (Гроссгейм, 1940). В последнее время отмечен в Воронежской обл. (Голенкова, Стародубцева, 1988). Для Грузии род *Wolffia* отмечен впервые. Подсемейство вольфиевых, включающее 4 рода, распространено в основном в тропиках и субтропиках обоих полушарий (Леонова, 1982), редко заходя в умеренный пояс (Кузенева, 1935). Растение несомненно тропического происхождения, вероятно, является реликтовым для южных широт Евразии. В СССР *W. arrhiza* встречается крайне редко, поэтому нуждается в охране и внесении в «Красную книгу». Это самое маленькое цветковое растение, в связи с клональностью и быстрым размножением является прекрасным объектом для всевозможных биологических исследований.

II. Автохтонные кавказские виды, новые для флоры Абхазии

Sisymbrium lipskyi N. Busch — собран в ущелье р. Джампал Гульрипшского р-на на каменистых известняковых склонах 10 VI 1983. Эндемичный западнокавказский вид (Гроссгейм, 1950, карта 155), ближайшее к Абхазии местонахождение которого расположено в окрестностях с. Зуби Цагерского р-на и в ущелье р. Квирилы Чиатурского р-на Зап. Грузии (SUCH). Характерно, что в условиях Колхиды произрастает только на известняковых каменистых склонах.

Scrophularia lateriflora Trautv. — собран 17 VIII 1984 в Гагрском р-не на Гагрском хр. на известняковых крупно-каменных развалах, 2000—2100 м над ур. м. Эндемичный кавказский вид, доходящий до Дагестана (Горшкова, 1955). Самым близким к Абхазии местонахождением его является ущелье р. Мзымта Сочинского р-на, где он был собран в трещинах известняковых скал (SUCH).

Orobanche purpurea Jacq. — собран в Гагрском р-не близ Бзыбской крепости 1 VI 1988. Вид с довольно широким географическим ареалом, охватывающим всю Западную Евразию, доходя на юге до Ирана. На Кавказе отмечается повсеместно (Новопокровский, 1958).

III. Новые для флоры Абхазии адвентивные растения

Как отмечалось В. С. Ябровой-Колаковской (1977), в последнем столетии число адвентиков в Абхазии из тропических и субтропических областей земного шара увеличилось более чем втрое. Этот процесс продолжается и в настоящее время, о чем свидетельствуют новые данные.

Amaranthus spinosus L. — собран в окрестностях г. Очамчира Очамчирского р-на около завода по производству комбикормов на сорных местах 25 IX 1988. Все виды этого рода в Колхиде являются адвентивными. Они свойственны тропикам и субтропикам земного шара (Гусев, 1980). Данный вид для флоры СССР приводится впервые из Аджарии (Гроссгейм, 1945), второе его местонахождение в СССР — на Дальнем Востоке (Игнатов, 1988).

Amaranthus viridis L. — собран в Гагрском р-не на ж.-д. путях ст. Гантиади (Игнатов, 1988). Для Абхазии также приводится впервые. Ранее отмечался для Туркмении и Таджикистана (Гусев, 1972), позднее он приводится для Азербайджана (Гусев, 1980), а затем для Дальнего Востока (LE). Тем не менее более раннее местонахождение *A. viridis* в Абхазии выявлено по гербарию колхидской флоры (SUCH), где его экземпляр, собранный в окрестностях Сухуми близ ж.-д. ст. Келасури на приморских песках 5 IX 1981, находился под неправильным названием *A. lividus* L.

Bidens frondosa L. — собран в окрестностях с. Гагида Гальского р-на на сорных местах 22 IX 1988. Кроме того, ранее отмечался для окрестностей Гагры (Игнатов, 1988) и является новым для флоры Кавказа. Это североамериканское растение известно как заносное в Западной Европе и на Дальнем Востоке. Впоследствии собиралось в Восточной Европе и в европейской части СССР (Игнатов, 1988). Характерным признаком *B. frondosa* является короткое опушение семянки.

Centaurea belangeriana (DC.) Stapf — собран у дороги на сорных местах в Сухуми 23 V 1983 Е. М. Шенгелия. Растение свойственно сухим регионам юга СССР, а также Индии и Ирана. На Кавказе было отмечено в Нахичеване как сорное (Черепанов, 1963).

Panicum lindheimeri Nash — собран в окрестностях г. Очамчира близ завода по производству комбикормов на сорных местах 24 VIII 1988. Как заносное растение в СССР отмечается только в окрестностях Батуми (Давитадзе, 1975). К роду относится свыше 500 тропических и субтропических видов (Цвелев, 1976). Представляет интерес как быстрорастущее хорошее кормовое растение.

Polygala paludosa St. Hil. — собран в окрестностях оз. Бебесыр на заболоченных лужайках 21 IX 1988. Для флоры СССР приводится впервые. *P. paludosa* относится к подсекции *Apterocarpae* и группе *Tenues*, отличающейся самыми мелкими цветками в роде и содержащей 24 вида, распространенных от Парагвая до Мексики (Chodat, 1896). По-видимому, растение влаголюбивое, свойственное болотистым местам, что отражено в его названии.

Pycreus sanguinolenthus (Vahl) Nees — собран в окрестностях оз. Бебесыр на заболоченных местах 21 IX 1988. Вид довольно широко распространенный в тропиках Старого Света, на севере доходит до Уссурийского края. На Кавказе широко распространен в Колхиде и Гиркании (Гроссгейм, 1940), а для Абхазии приводится впервые.

Sicyos angulatus L. — собран в окрестностях г. Очамчира 10 X 1985 Н. А. Тодуа. Североамериканское растение, отмеченное как заносное в европейской части СССР и в других странах (Васильченко, 1957). Для флоры Кавказа это первое местонахождение вида.

Sporobolus fertilis (Steud) W. Clayt. — собран впервые в Абхазии у ж.-д. полотна ст. Келасури 14 VI 1988. Позже отмечен в ряде пунктов Сухумского, Очамчирского и Гальского р-нов, преимущественно на выгонах. Род характерен для тропиков и субтропиков обоих полушарий. Для СССР впервые отмечен из Аджарии (Рожевиц, 1937). В Абхазии получил довольно широкое распространение, образуя ценозы вместе с *Paspalum dilatatum*, развивающиеся на низменности в самых неблагоприятных условиях на выбитых скотом участках. Эти ценозы являются здесь одним из основных источников корма для крупного рогатого скота.

Zizania latifolia (Griseb.) Stapf — собран 20 IX 1988 у берега оз. Бебесыр в болотистой топи среди кочек осоки. В диком виде *Z. latifolia* произрастает на Дальнем Востоке и в Юго-Восточной Азии. Интродуцирован в европейскую часть СССР, включающую Молдавию и низовья Волги (Рожевиц, 1937; Цвелев, 1976). Занос его в Абхазию в отличие от большинства адвентиков связан, по-видимому, с перелетными птицами, что характерно для многих растений водно-болотного комплекса. Род *Zizania* для флоры Кавказа отмечается впервые.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. Сем. *Cucurbitaceae* Hall. — Тыквенные // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 24. С. 91—125. — *Голенкова П. Ф., Стародубцева Е. А.* Дополнение к флоре Воронежского биосферного заповедника // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 9. С. 1339—1341. — *Горшкова С. Г.* Род *Scrophularia* L. — Норичник // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 22. С. 229—308. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Баку: Изд-во АзФАН СССР, 1940. Т. 2. С. 8, 72, 75, 1945. Т. 3. С. 171. 1950. Т. 4. С. 156. — *Гусев Ю. Д.* Род *Amaranthus* L. в СССР // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 5. С. 454—457. — *Гусев Ю. Д.* Сем. *Amaranthaceae* Juss. — Амарантовые // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5 (1). С. 371—382. — *Давитадзе М. Ю.* О новом адвентивном виде в Аджарии // Заметки по сист. и геогр. растений. Тбилиси: Мецниереба, 1975. Вып. 31. С. 73—74. — *Дорофеев П. И.* Сем. *Alismataceae* Vent. — Частуховые // Основы палеонтологии. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геологии и охране недр, 1963. Т. 15. С. 614—615, 632. — *Игнатов М. С.* Сем. *Amaranthaceae* Juss. — Щирицевые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1988. Т. 3. С. 9—37. — *Игнатов М. С.* Дополнение к адвентивной флоре Абхазии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 3. С. 113—115. — *Кузенева О. И.* Сем. *Lemnaceae* Dumort. — Рясковые // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 3. С. 491—494. — *Леонова Т. Г.* Сем. *Lemnaceae* Dumort. — Рясковые // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 493—500. — *Новопокровский И. В.* Сем. *Orobanchaceae* Lindl. — Заразиховые // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 23. С. 19—115. — *Парфенов В. И., Лякавичус А. А., Козловская Н. В.* и др. Редкие и исчезающие виды растений Белоруссии и Литвы. Минск: Наука и техника, 1987. С. 113—115. — *Рожевиц Р. Б.* Злаки. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937. 638 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Цвелев Н. Н.* Сем. *Alismataceae* Vent. — Частуховые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987. Т. 2. С. 303—309. — *Черепанов С. К.* Род *Centaurea* L. — Василек // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1963. Т. 28. С. 370—579. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Яброва-Колаковская В. С.* Адвентивные растения Абхазии. Тбилиси: Мецниереба, 1977. 63 с. — *Chodat R. Polygalaceae* // Engler, Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1896, Th. III. Abt. 4. S. 323—343.

Сухумский ботанический сад АН ГССР.

Получено 28 II 1989.

УДК 581.9(—925.16)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 10

Л. Г. Чечеткина

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В СЕВЕРНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ

L. G. CHECHYOTKINA. FLORISTIC FINDINGS IN THE NORTH BAIKAL REGION

Сообщается о нахождении редких растений в Витимском заповеднике.

При инвентаризации флоры сосудистых растений Витимского государственного заповедника (ВГЗ), расположенного в Бодайбинском р-не Иркутской обл., нами обнаружены новые для Иркутской обл. и Станового нагорья виды, а также новые местонахождения видов в Северном Забайкалье. Ниже приводится список 10 таких видов. Для суждения об их общем распространении мы пользовались материалами Гербария им. М. Г. Попова Центрального Сибирского ботанического сада СО АН СССР (ЦСБС, Новосибирск) и литературными источниками.

Botrychium boreale Milde. Гипаркто-монтанный циркумполярный вид. В Забайкалье весьма редок. Известен из следующих мест: Иркутская обл. — окрестности г. Бодайбо по р. Витим на Байкало-Патомском нагорье и левый берег р. Витим напротив кордона Амалык ВГЗ; Бурятская АССР — истоки рек Горбылок Муйский, Мудирикан, ключ Кудалкан, ст. Мишиха, р. Большая Осиповка, ст. Переемная; Читинская обл. — истоки р. Кумыл (Редкие. . ., 1980; Иванова, 1981; Иванова, Чепурнов, 1983; Флора. . ., 1988; Чечеткин, 1989). Наша находка — первая на хр. Кодар.

Северный макросклон хр. Кодар р. Левая Сыгыкта, на щебнистой осыпи по склону южной экспозиции, 1300 м над ур. м., 20 VII 1989, № 395, Л. Г. Чечеткина.

Carex laxa Wahlenb. Темнохвойно-лесной общеазиатский вид. В Центральной Сибири очень редок. Приводился для Бурятской АССР — верховья р. Оки на Восточном Саяне; для Станового нагорья — р. Верхняя Ангара выше впадения р. Самодек, Чарская котловина — на водоразделе рек Ункур и Кемен близ с. Чара. В Читинской обл. известен с рек Катугин и Читканда на Удокане, р. Ингоды и пос. Новый Олов в междуречье Куенги и Нерчи. В Иркутской обл. найден в бассейне р. Энгажимо (Иванова, 1978; Иванова, 1981; Иванова, Чепурнов, 1983; Красная. . ., 1988). Наша находка — вторая в Иркутской обл.

Оз. Орон, Золотая курья, на ирисово-сфагновом болоте, 18 VI 1988, № 307, Л. Г. Чечеткина.

Carex dahurica Kük. Светлохвойно-лесной южносибирско-монгольский вид, редкий в Центральной Сибири. В Гербарии им. М. Г. Попова хранится 9 сборов из Восточного Саяна, Даурии и Станового нагорья — р. Сивакан при впадении в Витимкан на Икатском хр. и окрестности с. Чара в Чарской долине.

Низменный берег оз. Орон, на глинистой почве между кочками на границе болота и леса, 20 VII 1987, № 304, Л. Г. Чечеткина.

Carex buxbaumii subsp. *alpina* (C. Hartm.) Liro. Гипаркто-монтанный циркумполярный вид. Произрастает в высокогорьях хребтов: Баргузинского, Байкальского (мыс Котельниковский) и Удоканского (Чарская котловина близ оз. Бульдяжик) (Высокогорная..., 1972). М. М. Иванова и А. А. Чепурнов (1983) отмечают для р. Киренги: с. Конец Луг, с. Чары и водораздела рек Ункур и Кемен. Приводим еще одно местонахождение в Северном Забайкалье.

Верховье р. Амалык, на каменистом кочкарнике по правому берегу Верхнего озера, 23 VI 1987, № 309, С. В. Иванова, там же, на сфагново-беотрионовой мари, 19 VII 1988, № 13, Л. Г. Чечеткина.

Juncus stygius L. Темнохвойно-лесной евразиатский вид. Крайне редок. В Северном Забайкалье известен из Муйско-Куандинской и Чарской котловин, окрестностей пос. Кронопкин, с берега р. Витим близ пос. Синюга и р. Конкудера (Иванова, 1979; Иванова, Чепурнов, 1983). Во «Флоре Сибири» (1987) дополнительно указывается для оз. Байкал (близ устья р. Снежной пос. Выдрино) и Якутии (р. Чульман и оз Токко). Сборы из ВГЗ дополняют сведения о распространении вида в Северном Забайкалье и на Становом нагорье.

Оз. Орон, на кочкарном осоковом берегу, 28 V 1987, № 2; Е. В. Чечеткин; верховье р. Амалык, на сфагново-беотрионовой мари в правобережье Верхнего Озера, 19 VII 1988, № 11, Л. Г. Чечеткина.

Listera cordata (L.) R. Br. Пребореальный циркумполярный вид. Довольно широко распространен в лесной зоне Евразии и Сев. Америке, однако в Сибири редок, особенно в восточной части. В Иркутской обл. отмечается в Тайшетском р-не, в 113 км от Заярска по тракту на Усть-Кут; в правобережье р. Витим на водоразделе р. Малой Северной и ручья Гремучего; в Бурятской АССР — на южном берегу оз. Байкал, р. Баргузин, в верховье р. Томпуды, у пос. Западный Портал на Северо-Муйском хр. (Иванова, 1979; Редкие..., 1980; Иванова, Чепурнов, 1983; Флора..., 1987). Наши находки представляют вид на северо-восточной границе ареала.

Верховье р. Амалык, на заболоченном перешейке между верхними озерами, 30 VI 1987, № 347, С. В. Иванова; там же, в смешанном зеленомошном лесу на влажной почве между ключами Тарбаганьим и Валунистым, 9 VIII 1988, № 435, Л. Г. Чечеткина.

Calypso bulbosa (L.) Oakes. Темнохвойно-лесной евразиатский вид. Произрастает в Красноярском крае, Якутской и Бурятской АССР, Читинской и Амурской областях, Хабаровском и Приморском краях, на Сахалине. Является в целом редким растением (Малышев, Пешкова, 1979; Редкие..., 1980; Редкие..., 1981; Иванова, Чепурнов, 1983; Красная..., 1987; Флора..., 1987; Красная..., 1988). Наш сбор дополняет данные о распространении вида в Северном Забайкалье.

Левый берег ключа Валунистого в 1 км от впадения в р. Амалык, в ельнике чернично-зеленомошном, 8 VIII 1988, № 246, Л. Г. Чечеткина.

Anemone calva (L.) Juz. Эндемик Якутии. Распространен в бассейнах рек Вилюй (г. Вилюйск) и Алдан (пос. Теплый Ключ, Усть-Тимптон, Орочен, Буяга, Еннес). По долине р. Лены доходит до 71° с. ш. (Красная..., 1987). Местонахождение в ВГЗ — самое южное, удалено от основного ареала на 500—600 км. Новый вид Иркутской обл. и Станового нагорья.

Истоки ключа Водопадного — притока Н. Уряха, на альпийской лужайке, 1360 м над ур. м., 1 IX 1988, № 358, Н. В. Анисимова.

Corydalis paeonifolia (Steph.) Pers. Темнохвойно-лесной охотский вид. Распространен на Дальнем Востоке по Верхнему течению Амура и Охотскому побережью, в южных и центральных районах Якутии, заходит в северные и восточные районы Центральной Сибири, отмечен по р. Тайменка Мамско-Чуйского р-на и по р. Черепаниха Киренского р-на Иркутской обл., в Северо-Байкальском районе Бурятии (на Верхне-Ангарском, Северо-Муйском и Южно-Муйском хребтах), на северо-востоке Читинской обл. (Флора. . ., 1979; Сосудистые. . ., 1987). Указываем еще одно местонахождение на западной границе ареала.

Верховье р. Амалык, устье ключа Безымянного, в сыром березово-еловом лесу, 7 VIII 1988, № 488, Л. Г. Чечеткина.

Saxifraga nudicaulis D. Don subsp. *soczavae* Rebr. Монтанный восточноазиатский вид. Ареал охватывает Становое нагорье (р. Чара, 120 км восточнее оз. Ничатка), Становой и Яблоновый хребты, хр. Дуссе-Алинь, Сихоте-Алинь и север Сахалина. В Якутии известен с рек Тас-Миэле, Чульман, Мая, верхней Лены (Флора. . ., 1979; Ворошилов, 1982; Арктическая. . ., 1984; Красная. . ., 1987; Сосудистые. . ., 1989). В Гербарии им. М. Г. Попова хранится единственный сбор со Станового хр.: Якутия, пойма р. Нимкун, бассейн р. Алгамы, на галечнике, 1970. Сбор из ВГЗ представляет вид на самой западной границе ареала. Новый вид Иркутской обл. Это — вторая находка на Становом нагорье.

Верховье р. Амалык, по каменистому берегу ключа, 1300 м над ур. м., 16 VII 1987, № 398, С. В. Иванова; там же, на прирусловом галечнике ручья, 900 м над ур. м., 19 VII 1988, № 18, Л. Г. Чечеткина; там же, на песчаном берегу ручья, 19 VII 1988, № 17, Л. Г. Чечеткина.

Все наши находки проурочены к прирусловым галечникам и песчаным берегам ключей. Растения селятся в местах, где ослаблена конкуренция со стороны типичных представителей коренных растительных сообществ. Популяция *Saxifraga nudicaulis* subsp. *soczavae* находится на начальной стадии становления. Необходимо установить контроль за состоянием этой популяции с целью познания путей и перспектив развития ее в самой крайней западной точке ареала.

Anemone calva считался эндемиком Якутии, обнаружен на Становом нагорье. Южносибирско-монгольский вид — *Carex dahurica* — находится в ВГЗ у северной границы распространения. Местонахождение *Corydalis paeonifolia* — охотского вида, дополняет сведения о распространении на западной границе ареала.

Наши находки уточняют данные о распространении ряда видов, обладающих широким, но дизъюнктивным ареалом: *Botrychium boreale, Carex buxbaumii* subsp. *alpina, Juncus stygyius, Listera cordata.* Особый интерес представляют находки в ВГЗ видов, включенных в «Красную книгу РСФСР» (1988), встречающихся в Сибири довольно редко: *Carex laxa* и *Calypso bulbosa.*

Перечисленные выше сборы хранятся в Гербарии ВГЗ (г. Бодайбо Иркутской обл.), дубликаты — в Гербарии им. М. Г. Попова (Новосибирск). Автор благодарит сотрудников лаборатории систематики и флорогенетики ЦСБС СО АН СССР за помощь в определении собранных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1984. Вып. 9, ч. 1. С. 60. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Высокогорная флора* Станового нагорья. Новосибирск: Наука, 1972. 270 с. — *Иванова М. М.* Флора Верхнеангарской долины // Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1978. С. 174—242. — *Иванова М. М.* Находки во флоре северо-восточной части Иркутской области (Мамско-Чуйский район) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 8. С. 1168—1174. — *Иванова М. М.* Находки во флоре Байкало-Патомского нагорья // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 3. С. 447—455. — *Иванова М. М., Чепурнов А. А.* Флора западного участка районов освоения БАМ. Новосибирск: Наука, 1983. 224 с. — *Красная* книга РСФСР. Растения. М.: Агропромиздат, 1988. 591 с. — *Красная* книга Якутской АССР. Новосибирск: Наука, 1987. 248 с. — *Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 172 с. — *Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 264 с. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР. Л.: Наука, 1981. С. 180. *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. - *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1989. Т. 4. С. 140. — *Флора* Сибири. *Araceae Orchidaceae.* Новосибирск: Наука, 1987. 247 с. — *Флора* Сибири. *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae.* Новосибирск: Наука, 1988. 199 с. — *Флора* Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1—2. 1048 с. - *Чечеткин Е. В.* О некоторых новых и редких для Северного Забайкалья видах растений // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 7. С. 1051 -1054.

Витимский государственный заповедник
г. Бодайбо Иркутской обл.

Получено 15 II 1990.

УДК 582.675.1.571.6

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 10

К. П. Уланова

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ МНОГОЦВЕТКОВОЙ ФОРМЫ *ADONIS AMURENSIS (RANUNCULACEAE)*

K. P. ULANOVA. NEW LOCATIONS OF MULTIFLOWER FORM OF *ADONIS AMURENSIS (RANUNCULACEAE)*

Приводятся данные о новых местонахождениях многоцветковой формы *Adonis amurensis* в Приморском и Хабаровском краях.

Во флористической литературе отмечено, что на территории Дальнего Востока произрастает одноцветковая форма *Adonis amurensis* Regel et Radde (Комаров, 1903; Комаров, Клобукова-Алисова, 1931; Бобров, 1937; Sugawara, 1939; Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966, 1982; Горовой, Гурзенков, 1969; Пошкурлат, 1973; Kitagawa, 1979). Однако А. А. Пономаренко и Г. П. Яковлев (1972) приводят данные о нахождении многоцветковой формы горицвета амурского близ сел Корфовского и Сарапульского Хабаровского края. В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) имеются гербарные образцы многоцветковой формы *A. amurensis*, собранные в Хабаровском крае. Местонахождения этих образцов отмечены в работе Пономаренко и Яковлева (1972). Они указывают, что многоцветковая форма *A. amurensis* известна пока лишь только для Хабаровского края. Однако один экземпляр, собранный А. И. и М. П. Черскими (оз. Ханка, окрестности с. Троицкое, 16 IV 1909), отнесен авторами к Хабаровскому краю ошибочно. Данный населенный пункт находится в Приморском крае.

Во время экспедиционных работ в апреле и мае 1989 г. в Приморском и Хабаровском краях нами обнаружены новые места произрастания многоцветковой формы *A. amurensis* (рис. 1, 2). Следует отметить, что многоцветковые и одноцветковые формы *A. amurensis* произрастают совместно. Ниже приводятся новые местонахождения многоцветковой формы горицвета амурского.

Приморский край: Ханкайский р-н, окрестности с. Комиссарово, в кустарниках на южном склоне сопки, 6 IV 1989, К. П. Уланова; там же, в 7 км восточнее с. Первомайское, дубняки, 7 IV 1989, она же; Дальнереченский р-н, перевал на границе Красноармейского р-на, по дороге к пос. Рощино, хвойно-широколиственный лес, 24 IV 1989, К. П. Уланова, С. Н. Марин; там же, в 7 км западнее пос. Рощино, по дороге на лесозаготовительный участок, смешанный лес, 25 IV 1989, они же; Пожарский р-н, в 3 км восточнее пос. Лучегорска, широколиственный лес, 24 IV 1989, К. П. Уланова (рис. 1).

Хабаровский край: Бикинский р-н, правый берег р. Бикин, в 3—4 км от пос. Бикин, южный склон сопки, 26 IV 1989, К. П. Уланова, С. Н. Марин; там же, окрестности с. Лермонтовка, кустарники, 26 IV 1989, они же; Вяземский р-н, в 10 км северо-восточнее пос. Вяземский, хвойно-широколиственный лес, 27 IV 1989, К. П. Уланова (рис. 2).

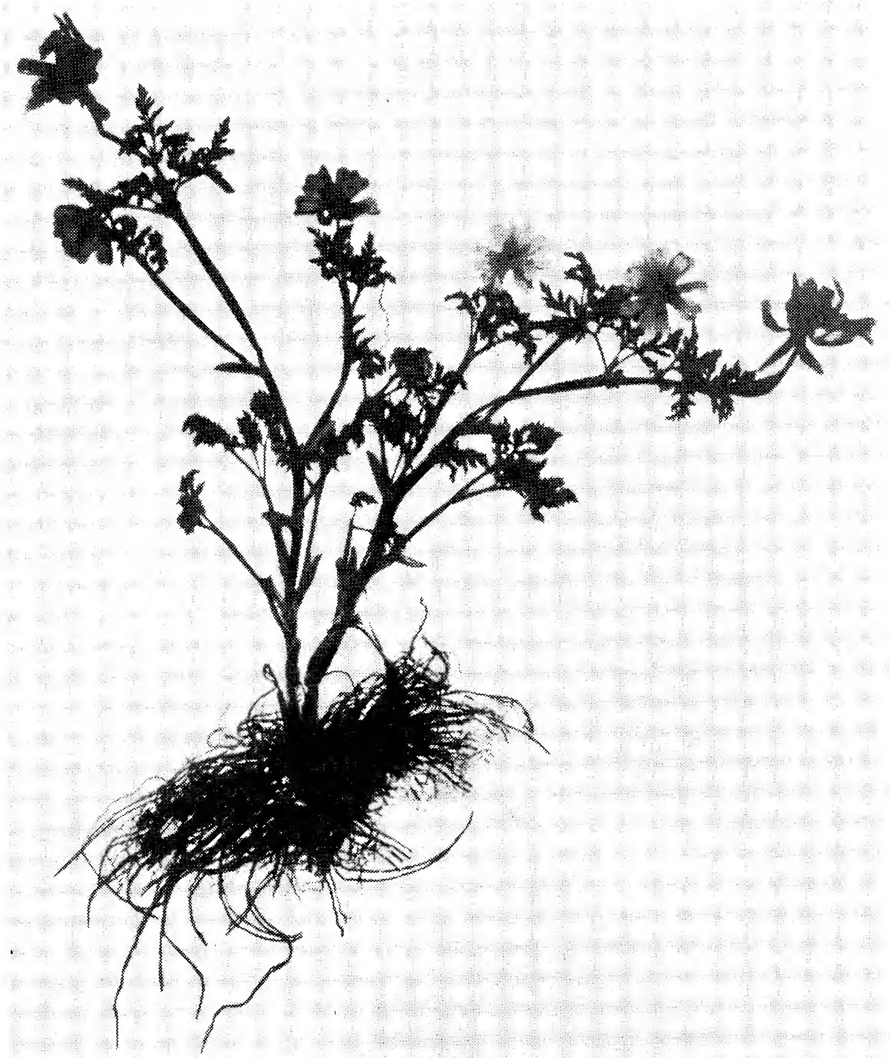


Рис. 1. Многоцветковая форма *Adonis amurensis* (Приморский край).

Можно сделать вывод, что наиболее часто многоцветковая форма *A. amurensis* встречается вдали от населенных пунктов, в местах, где растения менее подвергаются антропогенным факторам.

Все перечисленные сборы растений хранятся в гербарии Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО АН СССР (Владивосток) и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Автор выражает благодарность С. Н. Марину и А. П. Михайлику за помощь при выполнении работ в полевых условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Род Адонис — *Adonis* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 528—539. — *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 490 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 477 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Горовой П. Г., Гурзенков Н. Н.* Новый для флоры СССР

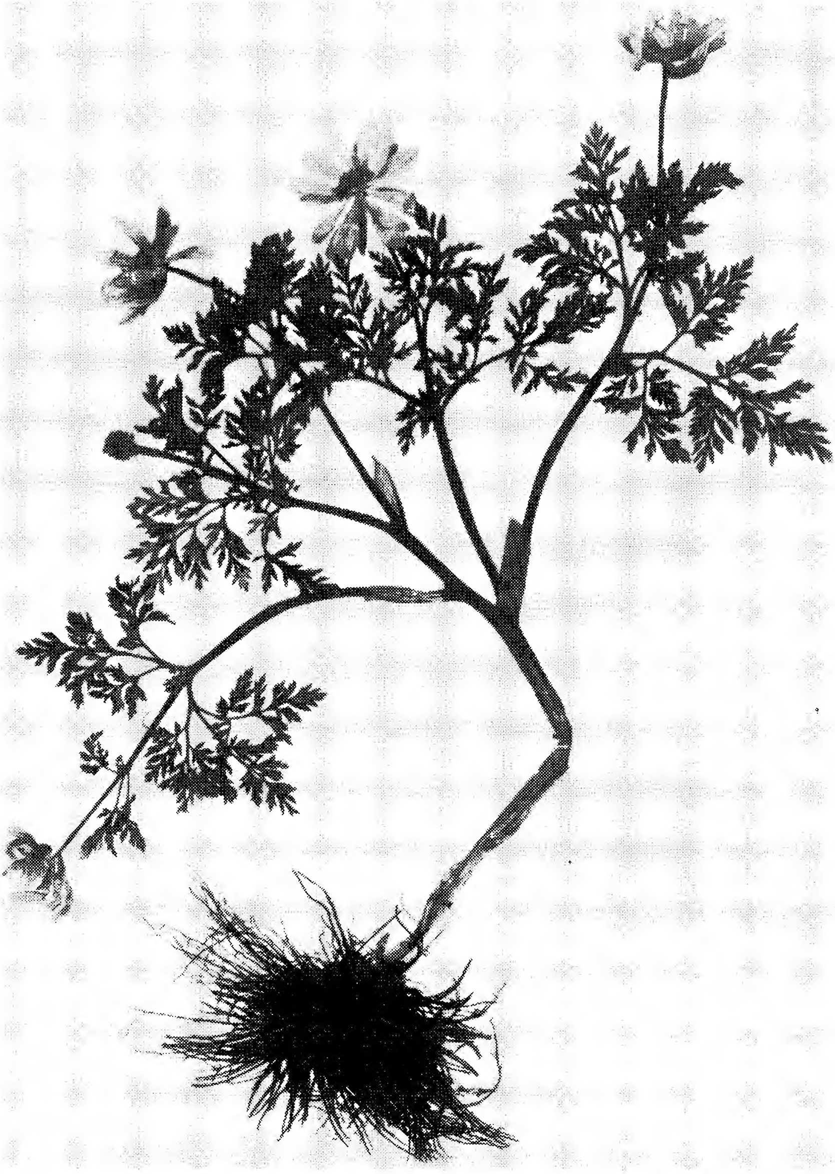


Рис. 2. Многоцветковая форма *Adonis amurensis* (Хабаровский край).

вид *Adonis ramosa* Franch. и критические заметки по дальневосточным видам *Adonis* L. // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 1. С. 139—143. — *Комаров В. Л.* Флора Маньчжурии, 1903. Т. 2, ч. 1. 787 с. — *Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н.* Определитель растений Дальневосточного края. Л.: Изд-во АН СССР, 1931. Т. 1. 622 с. — *Пономаренко А. А., Яковлев Г. П.* Многоцветковая форма *Adonis amurensis* Regel et Radde // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 3. С. 335—338. — *Пошкурлат А. П.* Горицветы СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, М., 1973. 49 с. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz : Cramer, 1979. 715 p. — *Sugawara S.* Illustrated flora of Saghalien, 1939. Vol. 2. 939 p.

Тихоокеанский институт биоорганической химии
ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 14 XI 1989.

УДК 581.526.3(235.45)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 10

С. Г. Кудрин

ВОДНЫЕ РЕЛИКТЫ ХИНГАНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

S. G. KUDRIN. WATER-PLANT RELICS OF THE KHINGAN STATE RESERVATION

Приводятся сведения о распространении в Хинганском заповеднике *Brasenia schreberi*. Указывается новое местонахождение ее в Амурской обл. Оценивается состояние популяций *Nelumbo komarovii* и *Trapa natans*.

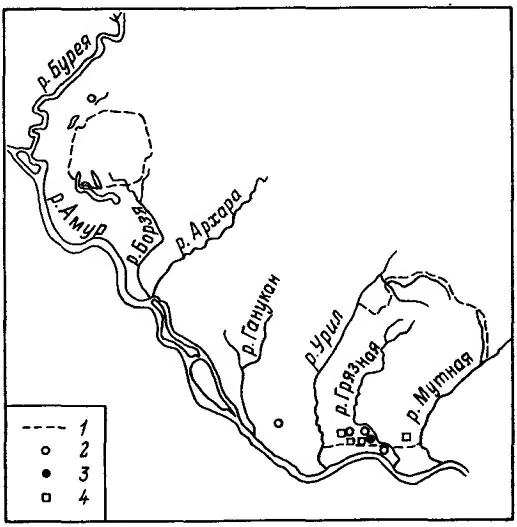
Хинганский государственный заповедник (ХГЗ) расположен на крайнем юго-востоке Амурской обл. Он занимает юго-восточную часть Зейско-Буреинской равнины и южную часть хр. Малый Хинган с абсолютной высотой над уровнем моря на его территории 504 м.

Озера ХГЗ отличаются богатством водной флоры. Произрастают здесь и реликтовые водные растения, занесенные в «Красную книгу СССР» (1984), - *Nelumbo komarovii* Grossh., *Brasenia schreberi* J. F. Gmel., *Trapa natans* L. Кроме озер, расположенных на территории ХГЗ, обследовались водоемы, находящиеся на прилегающей территории. Осмотренные озера в основном пойменные. Уровень их зависит от режима рек, так как большинство имеет связь с реками Амур и Бурея через мелкие протоки.

Лотос Комарова *Nelumbo komarovii* Grossh., произрастая на северо-западной границе распространения (Павленко, 1977; Харкевич, Качура, 1981), испытывает при этом более сильное влияние отрицательных факторов на развитие растений, чем в Приморском крае.

Из ранее опубликованных данных (Павленко, 1977) известно, что в 1969 г. на оз. Цветочном у с. Касаткино было две куртины лотоса до 8000 м^2. При повторном посещении озера в августе 1973 г. наблюдалось уменьшение площади, занимаемой лотосом. В сентябре 1983 г. были отмечены лишь две небольших по площади куртины; надводных листьев не было. При посещении озера в 1985 г. отмечено полное отсутствие лотоса.

По другим водоемам литературных данных нет, но, по словам местных жителей, большие колонии лотоса раньше были на оз. Кривом у д. Сагибово, оз. Косом у д. Казанковка, в озерах Дальне-Еланьских и Большом Перешеечном в Лебединском лесничестве ХГЗ (см. рисунок). В августе 1983 г. автор наблюдал произрастание лотоса на оз. Большом Перешеечном: несколько больших плавающих листьев без бутонов и цветков. В конце августа—начале сентября 1984 г. все вышеперечисленные озера затапливались во время катастрофического наводнения. В 1985—1987 гг. лотос на оз. Большом Перешеечном не отмечался. В июле 1988 г. отмечено семенное возобновление лотоса в месте, где он произрастал ранее.



Распространение *Nelumbo komarovii* и *Brasenia schreberi* в заповеднике и его окрестностях.

1 — граница заповедника; *2* — местонахождения *N. komarovii*, известные ранее; *3* – местонахождение *N. komarovii* в 1988 г.; *4* — местонахождение *Brasenia schreberi*.

В 1985—1988 гг. было посещено оз. Цветочное; в 1986, 1988 гг. — озера Кривое и Дальне-Еланьские; в 1987, 1988 гг. — оз. Косое, но в этих местах былого произрастания лотос не обнаружен.

М. В. Ракова (1988) отмечает, что в 1983 г. в Хасанском р-не Приморского края впервые за 30 лет наблюдений не отмечалось цветения лотоса. Весьма неблагоприятным по температурным условиям был и следующий год, когда появились только единичные цветки. Возможно, те же условия были и у нас, усугубленные катастрофическим наводнением, во время которого затапливались озера, в которых произрастал лотос.

Бразения Шребера *Brasenia schreberi* J. F. Gmel. — редкий реликтовый вид, в СССР произрастает на северном пределе распространения на территории Азии (Красная книга СССР, 1984). Для Амурской обл. указывается в нижнем течении р. Буреи, в оз. Подгорном, в пойме среднего течения р. Зеи, на островах р. Амур (Мельникова, Мухардаев, 1981; Красная книга СССР, 1984; Сапаев, 1983).

В ХГЗ бразения впервые отмечена 21 VIII 1985 сотрудником лаборатории высших растений Биолого-почвенного института ДВО АН СССР Якубовым В. В. на Малом Перешеечном оз. В 1988 г. проведено обследование озер, расположенных в поймах рек Амур и Бурея на территории заповедника, при содействии студентов Томского государственного университета Зуевой С. И. и Бабешиной Л. Г. Выявлено еще три местонахождения бразении на следующих озерах: Большом Перешеечном, Дальне-Еланьских, озере без названия, расположенном между Перешеечными и Дальне-Еланьскими озерами. В ноябре 1988 г. сотрудником ХГЗ Былковым А. Ф. отмечена бразения на оз. Камышевом в Лебединском лесничестве.

В отмеченных озерах бразения Шребера растет на глубине 1.7—3.5 м. Сопутствующими видами являются — *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Nymphaea tetragona* Georgi, *Trapa* sp. sp., *Potamogeton natans* L., *P. distinctus* A. Benn., *P. perfoliatus* L.

Водяной орех *Trapa natans* L. в заповеднике растет в большинстве озер. Он образует чистые заросли на озерах: Лебединых, Перешеечных, Дальне-Еланьских, Клешинском и Лесном. Заметно увеличилась численность в последние годы на оз. Клешинском.

Растет в заповеднике на глубине 1.1—2.5 м. Дно, как правило, илистое. Сопутствующие виды — *Nuphar pumila, N. tetragona, Myriophyllum verticillatum* L., *Hippuris vulgaris* L., *Brasenia schreberi, Potamogeton natans, P. perfoliatus.*

По исследованиям Якубова в 1984—1986 гг., для заповедника отмечено два вида — водяной орех плавающий *T. natans* L. и водяной орех Максимовича *T. maximowiczii* Korsh. из трех, приводимых В. Н. Ворошиловым (1982) для советского Дальнего Востока.

Произрастание в большинстве озер и большая численность особей говорит о хорошем состоянии популяции этих видов на территории заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. *Красная книга* СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 480 с. — *Мельникова А. В., Мухардаев Ю. М.* Бразения Шребера в охранной зоне Большехехцирского заповедника // Экосистемы юга Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 41—45. — *Павленко Г. Е.* Лотос Комарова на северной границе ареала // Флора Дальнего Востока, Благовещенск: Хабаровское кн. изд-во, 1977. С. 55—60. — *Ракова М. В.* К экологии цветения и плодоношения лотоса Комарова (*Nelumbo komarovii* Grossh.) на юге Приморья // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск: Изд-во УГПИ, 1988. С. 103—111. — *Сапаев В. М.* Новые местонахождения *Brasenia schreberi (Cabombaceae)* в Приамурье // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 5. С. 680—682. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 232 с.

Хинганский государственный заповедник.
пос. Архара, Амурской обл.

Получено 24 VIII 1989.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 57.087.27 : 537.533.35
© 1990

В. Б. Скупченко

МОРФОМЕТРИЯ НА ЭКРАНЕ ЭЛЕКТРОННОГО МИКРОСКОПА

SCUPCHENKO V. B. MORPHOMETRY ON THE SCREEN OF THE ELECTRON MICROSCOPE

Описывается методика морфометрического анализа изображений структур клеток непосредственно в электронном микроскопе при помощи системы точек, нанесенных на люминесцентном экране.

В настоящее время в электронной микроскопии получает распространение метод морфометрического анализа изображений объектов. Его применение расширяет возможности выявления функциональной нагрузки различных структурных элементов клетки. В основу современной морфометрии положены принципы стереологии (Вейбель, 1970; Elias et al., 1971). Согласно этим принципам, поверхность компонента на срезе образца сложного состава пропорциональна объему, занимаемому этим компонентом в образце (Delesse, 1847, по: Toth, 1982). А. А. Глаголев (1933) показал, что если срез тканевого объема случайно и равномерно покрыть точками, то отношение числа точек, находящихся на профиле компонента, к общему числу точек также будет равно фракции объема, занимаемого компонентом. Обзоры по разработке и применению методов морфометрии в биологии, медицине и ботанике приведены в ряде работ (Бар, 1969; Юдкин, Юдкина, 1973; Ягубов, Кац, 1974; Toth, 1982; Автандилов и др., 1984).

В электронной микроскопии морфометрический анализ объектов осуществляется как непосредственно в процессе наблюдения в микроскопе, так и на электронографиях. Многолетняя практика показала достаточно высокую эффективность выполнения количественного анализа образовательных и зрелых тканей растений в электронном микроскопе, снабженном экраном с нанесенными на него 100 точками. Точки расположены по узлам квадратной решетки. Площадь экрана, занимаемая точками, имеет квадратную форму. Размер стороны этого квадрата выбран так, чтобы он вписывался в самый малый круг поля зрения микроскопа. Для нанесения точек на экран предварительно готовится трафарет из листового материала толщиной 0.5–1.0 мм. На нем штангенциркулем размечается решетка с 81 ячейкой. В ее узлах высверливаются отверстия диаметром 1.0–1.5 мм. Трафарет закрепляется со стороны люминофора на снятом с микроскопа экране. Через отверстия мягким графитовым карандашом производится затушевывание точек либо снятие люминофора до основы.

Морфометрический анализ при помощи данной измерительной системы точек осуществляется в следующем порядке. На минимальном увеличении микроскопа (2000–3000 раз) устанавливается крайняя часть морфометрируемого участка ткани. Подсчитывается число точек, приходящихся на крупные структурные элементы клеток — ядро, гиалоплазму с органеллами, вакуоли, оболочку клетки, межклетники и т. п. Данные заносятся в предварительно подготовленный бланк таблицы. Затем объект перемещается по одному из направлений на длину стороны квадрата точек плюс один шаг решетки. Операция повторяется, таким образом, в 20—25 полях зрения. Затем микроскоп переводится на бо́льшую степень увеличения (15—20 тыс. раз) и в 20—25 полях зрения определяются площади сечения органелл и включений, расположенных в гиалоплазме, а также самой гиалоплазмы по числу попадающих на них точек. Устанавливается количество профилей одноименных структурных элементов, встречающихся на каждом поле зрения. Если в квадрат тест-точек профиль помещается не целиком, то с точностью до 0.1 учитывается часть его фигуры, лежащая в пределах квадрата и вне его на половину шага решетки. Результаты заносятся в таблицу.

Число точек, приходящихся на профили структурного элемента клетки в каждом поле зрения, является членом вариационного ряда, включающего данные всех полей зрения на одной степени увеличения. Полученные ряды измерений анализируются в соответствии с методами вариационной статистики (Лакин, 1980).

Среднее число точек (p), приходящееся на определенный структурный элемент клетки, найденное на малом увеличении микроскопа, представляет собой часть от общего объема ткани, выраженную в процентах.

Парциальный объем структурного элемента клетки по отношению к объему ее протопласта находится по формуле:

$$V_v = \frac{p \cdot 100}{P}\ \%, \qquad (1)$$

где P — количество тест-точек, лежащих на структурах клетки, за исключением ее оболочки и межклетников — протопласте клетки; p — количество тест-точек, лежащих на профилях одного структурного элемента.

Парциальный объем компонента малого размера в объеме протопласта клетки определяется в два этапа. Первоначально на большом увеличении находится его промежуточный парциальный объем (V'_{vk}) по отношению к объему гиалоплазмы с включениями и органеллами (без ядер и вакуолей, если речь идет о зрелых вакуолизированных клетках, поскольку поперечник данных компонентов целиком не помещается в поле зрения микроскопа):

$$V'_{vk} = \frac{p' \cdot 100}{P'}\ \%, \qquad (2)$$

где P' — число тест-точек гиалоплазмы с включениями и органеллами без вакуолей; p' — количество тест-точек профилей одного компонента клетки, расположенного в гиалоплазме.

Затем определяется парциальный объем компонента по отношению к объему протопласта клетки:

$$V_{vk} = \frac{V'_{vk} \cdot V_{vg}}{100}\ \%, \qquad (3)$$

где V_{vg} — парциальный объем гиалоплазмы с включениями и органеллами без вакуолей по отношению к объему протопласта клетки.

Средняя площадь сечения структур клетки определяется на основе данных о числе их профилей в поле зрения (N) и количестве приходящихся на них тест-точек (p). С этой целью для рабочих степеней увеличения находятся коэффициенты (K), обозначающие площадь объекта (мкм^2), соответствующую площади одной тест-точки:

$$K = \left(\frac{a \cdot 1000}{M}\right)^2 \text{мкм}^2, \qquad (4)$$

где a — длина стороны квадрата ячейки, мм, относящегося к одной тест-точке масштабной системы, M — масштаб линейного увеличения электронного микроскопа.

Средняя площадь сечения некоторой органеллы определяется:

$$\bar{S} = \frac{p \cdot \text{К}}{N} \text{ мкм}^2. \tag{5}$$

Необходимо отметить, что при шаровидной форме равновеликих фигур средняя величина их площади сечения составляет 0.6667 от величины максимального центрального сечения. Сечения эллипсоидальных фигур распределяются более сложным образом. В особенности картина распределения площадей усложняется при наличии сечений различных по размеру фигур. Поэтому для сравнительных задач морфометрии представляет определенный интерес средняя величина сечения структурного элемента клетки. В том случае, когда имеется среднее сечение, можно определить площадь центрального сечения равновеликих шаровидных компонентов клетки ($S_{\text{ц}}$). Это в свою очередь позволяет рассчитать средний объем единичного компонента. Для шаровидных фигур он равен:

$$V_{\text{ш}} = \frac{4}{3}\sqrt{\frac{(S_{\text{ц}})^3}{\pi}}. \tag{6}$$

Объем эллипсоида вращения веретеновидной формы определяется на основании выражения:

$$V_{\text{эл. в}} = \frac{4}{3}\sqrt{\frac{(S_{\text{ц}})^3}{\pi \cdot \text{Э}}}, \tag{7}$$

где Э — отношение длин большой оси к малой, $S_{\text{ц}}$ — максимальное.

Объем эллипсоида дисковидной формы:

$$V_{\text{эл. д}} = \frac{4}{3}\sqrt{\frac{(S_{\text{ц}})^3 \cdot \text{Э}}{\pi}}, \tag{8}$$

где $S_{\text{ц}}$ — минимальное.

В практике исследований часто возникает задача определения числа органелл в одной клетке. Приближенное ее решение сводится к следующему. Устанавливается средний размер центрального сечения и эксцентриситет некоторой совокупности клеток. Затем на основании формул (7) или (8) определяется объем протопласта клетки. Число органелл в клетке рассчитывается по формуле:

$$N_{\text{орг. кл}} = \frac{V_{\text{прот}} \cdot V_v}{V_{\text{орг}} \cdot 100}, \tag{9}$$

где $V_{\text{прот}}$ — объем протопласта клетки, V_v — парциальный объем органелл по отношению к объему протопласта клетки, $V_{\text{орг}}$ — объем одной органеллы.

Внутренние мембранные элементы пластид морфометрируются путем подсчета числа гран и тилакоидов в гране на основе выборки 25—30 центральных сечений органелл. Таким же путем подсчитывается и число пластоглобул.

Парциальный объем клеточного компонента малого размера (микротелец, диктиосом и т. п.) определяется следующим образом. На малом увеличении подсчитывается среднее число их профилей в одном поле зрения. На большом увеличении устанавливается средняя площадь сечения одного профиля. Умножением числа профилей в одном поле зрения на среднюю площадь их сечения определяется их суммарная площадь. Делением этой величины на площадь сечения протопласта клеток в одном поле зрения определяем парциальный объем компонента.

В качестве одного из примеров морфометрии, по вышеописанной методике, приводим сравнительные данные о мезофилле листа ели концевых побегов ветвей из верхней и нижней частей кроны дерева, произрастающего в ельнике-черничнике подзоны средней тайги европейского Северо-Востока (см. таблицу).[1]

---

[1] Материалы получены совместно с Н. В. Ладановой.

Морфометрическая характеристика клеток мезофилла хвои ели в вершине и основании кроны дерева в ельнике-черничнике подзоны средней тайги европейского Северо-Востока

Показатель	Часть кроны	
	вершина	основание
Объем		
Клетка, мкм^3	48950±1700	43200±1340
Ядро, %	9.67±1.38	3.76±1.19
Цитоплазма, %	16.48±0.98	12.96±0.62
Гиалоплазма, %	3.06±0.31	3.88±0.33
Пластиды, %	10.17±0.31	6.26±0.41
Крахмал, %	2.50±0.31	2.34±0.33
1 пластида, мкм^3	41.76±2.63	21.86±1.55
Митохондрии, %	0.74±0.15	0.47±0.06
Вакуоли, %	73.85±3.09	83.27±2.62
Оболочка клетки, %	7.76±0.75	8.71±0.52
Межклетники, %	24.22±2.38	15.83±1.45
Число компонентов		
Гран на срезе пластиды	14.20±0.67	15.87±0.85
Тилакоидов в гране	4.84±0.21	5.19±0.25
Пластоглобул на срезе пластиды	18.63±1.43	12.15±0.93
Пластид в объеме клетки	148.5±11.13	169.9±14.10

Примечание. Парциальный объем рассчитан по отношению к объему протопласта.

Вариант из верхней части кроны дерева отличается более высокими парциальными объемами ядер, пластидома, хондриома, межклетников и меньшей вакуолизацией. Он имеет более крупные пластиды. Эти данные свидетельствуют о более высоком уровне жизнедеятельности клеток мезофилла хвои освещенных побегов из верхней части кроны дерева в сравнении с нижней.

Следует отметить, что для получения точности измерения парциального объема пластидома в пределах 5 % достаточно иметь сведения по числу тест-точек на 20 25 полях зрения. При работе на высоких степенях увеличения набор тест-точек экрана микроскопа используется неодинаково на различных полях зрения. Поэтому для каждого поля зрения целесообразно определять самостоятельно промежуточный парциальный объем соответствующей структуры клетки, а вариационный ряд составлять из этих результатов.

Как правило, точность получаемых данных при одной и той же величине выборки полей зрения выше у структуры, имеющей бóльший парциальный объем. Так, например, парциальный объем пластид существенно больше (в 17 -18 раз), чем митохондрий. При этом точность определения объема первых при выборке 20– 25 полей зрения составляет 3.0 -3.2 %, а вторых — 12—21 %. Поэтому для достижения более высокой точности определения парциального объема хондриома необходимо увеличить выборку числа анализируемых полей зрения либо использовать принцип морфометрии включений малого объема.

Опыт применения данного метода показывает, что для общего количественного анализа требуется 25- -30 клеток одной ткани. Работа осуществляется двумя исполнителями. Один из них ведет просмотр ультрасрезов в микроскоп и подсчет тест-точек и органелл. Другой заполняет заранее подготовленные бланки таблиц. Обычно для получения данных по 20—25 полям зрения на малом и большом увеличениях микроскопа, а также анализа внутренней структуры 30 пластид затрачивается 2.5– 3.0 ч. Последующая обработка полученных материалов методами вариационной статистики при помощи программируемых микрокалькуляторов Б 3- 34 либо МК-61 занимает примерно такое же время. Следовательно, за один рабочий день по вышеописанной методике можно получить общую морфометрическую характеристику ультраструктуры клеток одного типа ткани.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Автандилов Г. Г., Невзоров В. П., Невзорова О. Ф. Системный стереологический анализ ультраструктур клеток. Кишинев : Штиинца, 1984, 168 с. — *Бар Г.* Количественная электронная микроскопия // Введение в количественную цитохимию. М.: Мир, 1969. С. 123—133. — *Вейбель Э. Р.* Морфометрия легких человека. М.: Медицина, 1970. 175 с. — *Глаголев А. А.* О геометрическом методе количественного минералогического анализа горных пород // Тр. Института прикл. минерал. М.; Л., 1933. С. 47—50. — *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с. — *Юдкин Л. Ю., Юдкина Н. Б.* Количественная электронная микроскопия биологических объектов // Науч. тр. Сиб. НИИ сел. хоз-ва. 1973. Т. 4, № 19. С. 18—22. — *Ягубов А. С., Кац В. А.* Современная морфометрия в электронной микроскопии биологических и медицинских объектов // Вестн. АМН СССР. М.: Медицина, 1974. № 12. С. 77—83. — *Delesse M. A.* Procédé mecanique pour déterminer la composition des roches // C. R. Acad. Sci. Paris. 1847. T. 25. P. 544—545. — *Elias H., Henning A., Schwartz D. E.* Stereology: applications to biomedical research // Physiol. Rev. 1971. Vol. 51, N 1. P. 158—200. — *Toth R.* An introduction to morphometric cytology and its application to botanical research // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69, N 10. P. 1694—1706.

Ленинградский химико-фармацевтический институт. Получено 2 II 1988.

УДК 577.4+630* © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 10

А. С. Алексеев, Е. В. Тарасов, Т. С. Гутман

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ СОСТОЯНИЯ ДРЕВОСТОЕВ В ЗОНАХ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

A. S. ALEKSEYEV, E. V. TARASOV, T. S. GUTMAN. THE PREDICTION OF THE CONDITIONS OF FOREST STANDS IN THE AREAS OF ATMOSPHERIC POLLUTION

В статье изложен метод прогнозирования состояния насаждений древесных растений в зонах атмосферного загрязнения с использованием индексов радиального прироста. Прогноз основан на изучении динамики распределения деревьев по величине индекса радиального прироста. При наличии загрязнения атмосферы максимум распределения, по виду близкого к нормальному, смещается в сторону низких приростов. Получены оценки скорости потери прироста древостоями в зонах атмосферного загрязнения различной интенсивности. Определены сроки потери прироста большинством деревьев в насаждениях и их доверительные интервалы.

В настоящее время значительные площади лесов находятся под воздействием атмосферных загрязнений промышленных предприятий, что и приводит к различным дигрессионным изменениям в состоянии лесных экологических систем (Смит, 1985). В связи с этим возникает важная задача оценки последствий загрязнения атмосферы для главного элемента лесной экосистемы — древостоя основной лесообразующей породы, т. е. задача прогноза состояния древостоев в зонах атмосферного загрязнения (Алексеев и др., 1986). Наиболее универсальным, обобщающим признаком состояния насаждений является их прирост, на основе анализа изменений которого и целесообразно строить прогнозы (Лиепа, 1985, Алексеев и др., 1988, Алексеев, 1988).

Изучались последствия воздействия атмосферных выбросов Новгородского НПО «Азот» на состояние древостоев ели *Picea abies* (L.) Karst. и сосны *Pinus sylvestris* L.; краткая характеристика пробных площадей в насаждениях этих пород приведена в табл. 1.

Образцы брали от всех учетных деревьев в виде кернов на высоте 1.3 м с одинаковой ориентацией по розе ветров.

Измерения ширины годичных колец производили на микроскопе Мир-12 с точностью до 0.01 мм. Из полученных таким образом дендрохронологических

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика пробных площадей

№ п/п	Расположение относительно источника загрязнения, км, направление	Средняя высота древостоев, м	Запас древесины, $м^3$/га	Состав древостоев	Средний возраст древостоев, лет	Число учетных деревьев, шт
1	1.5, сев.-зап.	16.5	150	6С4Б	60	45
2	4.0, сев.-сев.-зап.	23.0	150	9С1Б	80	39
3	2.0, сев.-зап.	18.0	240	4Е4Ос2Б	80	49
4	4.5, сев.-сев.-зап.	19.0	300	7Е2Б1С	120	36
5	4.0, сев.-сев.-зап.	18.9	180	7С2Б1Ос	60	44
7	7.5, сев.	24.3	170	7С2Б1Е	80	42

рядов выделяли два периода: ретроспективный — с 1962 по 1972 г. (последний год — год пуска предприятия) и оцениваемый период — с 1973 по 1986 г. В целом динамика прироста детально изучалась на 25-летнем интервале времени.

В основу дальнейшего анализа положены данные по радиальному приросту годичных колец учетных деревьев, обработанные по специальной методике (Алексеев, 1988) с целью количественной оценки реакции древостоев на атмосферное загрязнение. Для этого, во-первых, рассчитываются индексы радиального прироста индивидуально для каждого учетного дерева в процентах от 5-летней скользящей средней индивидуальной нормы; во-вторых, прирост тех лет, когда имеет место антропогенное воздействие, не учитывается в расчетах скользящей средней нормы, а индексы для этих лет вычисляются на основе средней нормы за предшествующие 5 лет; в-третьих, весь диапазон изменений индексов радиального прироста разбивается на 11 категорий состояния и определяется распределение по ним общего числа учетных деревьев каждого из насаждений. Шкала категорий состояния имеет следующий вид.

№ категории состояния	0	1	2	3	4	5
Величина индекса радиального прироста, %	<10	10—30	30—50	50—70	70—90	90—110

№ категории состояния	6	7	8	9	10
Величина индекса радиального прироста, %	110—130	130—150	150—170	170—190	>190

Полученное таким образом распределение деревьев по величине индекса радиального прироста дает точную оценку состояния древостоев. Оно подчиняется следующей закономерности:

$$n=\bar{n}\exp\left[-\frac{k}{2}(\alpha-\alpha)^2+\varepsilon(\bar{\alpha}-\alpha)\right], \qquad (1)$$

где n — число деревьев с приростом, соответствующим категории состояния α, $\bar{n}$ — нормирующий множитель, $\bar{\alpha}$ — категория состояния с нормальной величиной индекса радиального прироста (90—110 %), $\alpha=5$, k и ε — параметры распределения, параметр k характеризует разброс общей численности деревьев в насаждении вокруг нормального состояния $\bar{\alpha}$, параметр ε характеризует интенсивность воздействия атмосферного загрязнения на прирост, так как определяет величину смещения максимума распределения (1) в сторону от нормальной категории состояния. Действительно, из (1) легко получить:

$$\alpha^*=\bar{\alpha}-\frac{\varepsilon}{k}, \qquad (2)$$

где α^* — номер категории состояния, на которую приходится максимальное число деревьев. При $\varepsilon=0$ максимум распределения приходится на нормальную категорию состояния, $\varepsilon>0$ свидетельствует о падении прироста у большинства деревьев в насаждении, $\varepsilon<0$ — наоборот. Величина ε/k — количественная оценка падения прироста в анализируемых древостоях. В табл. 2 приведены оценки параметров k и ε распределений деревьев по величине индекса радиального прироста для всех пробных площадей. Табл. 3 содержит данные по сравнению экспериментально полученного распределения деревьев по величине индекса радиального прироста с теоретическим (1). Сравнение осуществлялось по критерию Пирсона (Шмидт, 1984). Табличное значение критерия Пирсона при 5%-ном уровне существенности и 9 степенях свободы равно 16.919, что выше приведенных в табл. 3 расчетных значений критерия, т. е. имеется хорошее совпадение эмпирического и теоретического распределений. По всем остальным пробным площадям результаты сравнения аналогичные.

ТАБЛИЦА 2

Параметры распределений деревьев по величине индекса радиального прироста

Годы	Сосна												Ель					
	пробная площадь 1			пробная площадь 2			пробная площадь 5			пробная площадь 7			пробная площадь 3			пробная площадь 4		
	k	ε	ε/k	k	ε	ε/k	k	ε	ε/k	k	ε	ε/k	k	ε	ε/k	k	ε	ε/k
1962	0.41	0.18	0.44	0.41	0.21	0.50	0.49	0.11	0.23	0.91	0.00	0.00	0.38	0.19	0.50	0.48	0.00	0.00
1967	0.20	−0.086	−0.43	0.30	0.30	1.00	0.25	0.00	0.00	0.91	0.91	1.00	0.30	0.38	1.00	0.64	0.00	0.00
1972	0.38	−0.17	−0.46	0.50	−0.25	−0.50	0.60	0.00	0.00	0.51	−0.51	−1.00	0.32	0.48	1.50	0.58	−0.28	−0.48
1977	0.10	0.13	1.32	−0.056	−0.28	5.00	0.00	0.00	-	0.29	0.00	0.00	0.32	0.48	1.50	0.068	0.00	0.00
1982	0.57	1.10	1.94	0.00	0.00	—	0.44	0.88	2.00	0.70	2.10	3.00	0.38	1.14	3.00	0.088	0.00	0.00
1986	0.29	1.18	4.00	0.00	0.00	—	0.36	1.07	3.00	0.91	2.74	3.00	0.32	1.12	3.50	0.59	1.62	2.73

Источник загрязнения функционирует с 1972 г., данные табл. 2 говорят о том, что до этого момента времени прирост насаждений колебался около нормы как в сторону повышенных приростов, так и наоборот, но не обнаруживал никаких тенденций. С 1972 по 1986 г. на всех пробных площадях, кроме площади 2, обнаруживается значительное падение прироста у большинства деревьев. На пробной площади 2 зарегистрирован аномально высокий прирост в 1977 г., в этом случае в распределении (1) единственный раз параметр k принял отрицательное значение, и, хотя ε/k получилось положительным, в этом экстремальном случае оно свидетельствует не о низком, а об увеличенном приросте у большинства деревьев этого насаждения. К 1982—1986 гг. распределение деревьев по величине индекса радиального прироста приобрело равномерную форму, без выраженного максимума, характерную для насаждений накануне падения прироста.

Данные табл. 2 заставляют предположить наличие зависимости между величиной уменьшения прироста у большинства деревьев анализируемых насаждений и временем после начала функционирования источника промышленных выбросов:

ТАБЛИЦА 3

Теоретическое и экспериментальное распределение деревьев по шкале состояний (величине индекса радиального прироста) и расчет критерия Пирсона (пробная площадь 1, сосна, 45 деревьев)

Годы, индексы		№ категорий состояния											
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	χ^2
1962	$n^э$	0	1	0	3	12	13	8	4	4	0	0	
	$n^т$	0	1	3	7	11	11	8	3	1	0	0	
	χ_i^2	0.000	0.000	3.000	2.286	0.091	0.364	0.000	0.333	3.000	0.000	0.000	9.074
1967	$n^э$	0	1	0	3	7	7	11	11	2	2	1	
	$n^т$	0	1	2	4	7	8	8	6	4	2	1	
	χ_i^2	0.000	0.000	2.000	0.250	0.000	0.125	1.125	4.167	1.000	0.000	0.000	8.667
1972	$n^э$	0	0	0	4	4	12	13	8	4	0	0	
	$n^т$	0	0	1	4	7	11	10	7	3	1	0	
	χ_i^2	0.000	0.000	1.000	0.000	1.286	0.091	0.900	0.143	0.333	1.000	0.000	4.753
1977	$n^э$	0	3	8	11	4	4	5	6	3	1	0	
	$n^т$	3	4	5	6	6	5	4	3	2	1	1	
	χ_i^2	3.000	0.250	1.800	4.167	0.667	0.200	0.250	3.000	0.500	0.000	1.000	14.834
1982	$n^э$	0	7	9	17	1	8	2	0	0	1	0	
	$n^т$	1	4	10	13	10	5	1	0	0	0	0	
	χ_i^2	1.000	2.250	0.100	1.231	8.100	1.800	1.000	0.000	0.000	1.000	0.000	15.250
1986	$n^э$	7	21	8	4	2	2	1	0	0	0	0	
	$n^т$	8	10	8	5	3	1	0	0	0	0	0	
	χ_i^2	0.125	12.100	0.000	0.200	0.333	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	14.758

Примечание. $n^э$ - экспериментальное распределение деревьев по величине индекса радиального прироста, $n^т$ теоретическое распределение деревьев по величине индекса радиального прироста, χ^2 и χ_i^2 — значение критерия Пирсона (расчетное).

$$\varepsilon/k=at+b, \tag{3}$$

где a и b — параметры зависимости, t — время с момента начала действия источника выбросов. По уравнению регрессии (3) можно получить год потери прироста большинством деревьев в насаждениях; действительно, при $\varepsilon/k=5$, $a=0$ и большинство деревьев имеет прирост менее 10 % от нормального, это произойдет в момент времени $t=(5-b)/a$.

Для доказательства наличия линейной зависимости (3) рассчитывались коэффициенты корреляции и их значимость оценивалась по критерию Стьюдента. Помимо прогноза года потери прироста большинством деревьев определялся доверительный интервал для этой величины (Четыркин, 1977).

ТАБЛИЦА 4

Анализ зависимости величины смещения максимума распределения деревьев по величине индекса радиального прироста от времени и прогноз года потери прироста большинством деревьев насаждений

Порода	№ пробной площади	Параметры регрессии		Коэффициент корреляции	Критерий Стьюдента	Год потери прироста большинством деревьев	
		a	b			среднее значение	величина доверительного интервала, лет
Picea abies	3	0.17	1.14	0.94	3.90	1995	10
	4	0.20	−0.89	0.82	2.02	2001	15
Pinus sylvestris	1	0.29	- 0.40	0.97	23.21	1991	3
	5	0.23	−0.42	0.94	3.90	1996	11
	7	0.32	1.09	0.95	4.30	1991	5

Результаты анализа зависимости (3) и прогноза приведены в табл. 4.

Табличные значения критерия Стьюдента при 2 степенях свободы и 95 %, 90 %, 80%-ных уровнях существенности равны 4.30, 2.92, 1.89 соответственно. Рассчитанные в табл. 4 значения критерия превышают табличные, что свидетельствует о наличии достаточно тесной линейной зависимости вида (3).

Данные табл. 4 говорят о том, что анализируемые насаждения достаточно быстро с момента начала действия источника загрязнений теряют прирост и большинство деревьев в них потеряет прирост к 1991—2001 гг. Скорость падения прироста характеризуют параметры a, приведенные в табл. 4, они равны числу категорий состояния, на которое сокращается прирост большинства деревьев насаждений в год. Учитывая тот факт, что одна категория состояния занимает интервал 20 % величины прироста, имеем скорость его падения от 3.4 % в год на пробной площади 3 до 6.4 % в год на пробной площади 7.

Отметим большое влияние на скорость падения прироста насаждений их расположения относительно источника выбросов и розы ветров. Господствующее направление ветров - северо-восточное, поэтому древостой пробной площади 7, расположенный в северном направлении от источника эмиссий, разрушается быстрее, чем древостой пробной площади 1, расположенной в северо-западном направлении, хотя последняя находится значительно ближе к источнику выбросов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. С. Математические модели и методы в лесном хозяйстве. Л.: Изд-во ЛТА, 1988. 88 с. *Алексеев А. С., Лайранд Н. И., Леплинский Ю. И.* Количественный анализ реакции древостоев на атмосферное загрязнение с использованием индексов радиального прироста //

Бот. журн. 1988. Т. 73, № 6. С. 911–918. — *Алексеев А. С., Лайранд Н. И., Поповичев Б. Г., Яценко-Хмелевский А. А.* Прогноз состояния древостоев, подверженных токсическому действию атмосферных загрязнений // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 11. С. 1567—1572. — *Лиепа И. Я.* Единый метод таксации реакции древостоя на антропогенное воздействие // Лесоведение. 1985. № 6. С. 12–18. — *Смит У. Х.* Лес и атмосфера. М.: Прогресс, 1985. 430 с. — *Четыркин Е. М.* Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 200 с. — *Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

Ленинградская лесотехническая академия.

Получено 10 II 1989.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58(47+57)
© 1990

ПРОФЕССОР ПАВЕЛ ЛЕОНИДОВИЧ ГОРЧАКОВСКИЙ

(к 70-летию со дня рождения)

M. A. MAGOMEDOVA, S. G. SHIYATOV. PROFESSOR PAVEL LEONIDOVICH GORCHAKOVSKY (TO THE 70-th ANNIVERSARY FROM HIS BIRTH)

В 1990 г. исполнилось 70 лет со дня рождения известного ботаника и фитоэколога, крупного знатока растительного мира Урала, доктора биологических наук, профессора П. Л. Горчаковского.

П. Л. Горчаковский родился 3 января 1920 г. в г. Красноярске. В годы учебы на лесохозяйственном факультете Сибирского лесотехнического института увлекся ботаникой и стал заниматься, под руководством проф. В. А. Поварницына, изучением лесной растительности Сибири, которое продолжил по завершении высшего образования в Сибирском научно-исследовательском институте лесного хозяйства и лесоэксплуатации. На формирование его научных представлений в то время оказали большое влияние труды В. Н. Сукачева, П. Н. Крылова и В. В. Ревердатто. В 1945 г. П. Л. защитил в Иркутском университете кандидатскую диссертацию на тему «Фитоценотический строй и флористические особенности пихтовых лесов Восточного Саяна».

Дальнейшая научная и педагогическая деятельность П. Л. тесно связана с Уралом. С 1945 по 1958 г. он заведовал кафедрой ботаники и дендрологии Уральского лесотехнического института. В 1953 г. защитил в Институте леса АН СССР докторскую диссертацию на тему «Растительность верхних поясов гор Урала», в 1954 г. утвержден в звании профессора. С 1958 по 1987 г. возглавлял организованную им лабораторию экологии растений и геоботаники Института экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР; с 1987 г. — главный научный сотрудник того же института.

Созданная П. Л. Горчаковским лаборатория оформилась в сложившийся творческий коллектив, регулярно публикует сборники и монографии с итогами своих исследований, активно участвует в научных конференциях.

Организованные и возглавленные П. Л. Горчаковским многочисленные научные экспедиции по изучению флоры и растительности Урала (от его северной окраины до южных отрогов) и прилегающих равнин Сибири и Казахстана внесли много нового в ботаническое познание этих территорий.

По итогам проведенных исследований П. Л. опубликовал более 270 научных работ, в том числе 9 монографий. В его трудах развиты оригинальные подходы к познанию географии растений, экологии, закономерностей распределения, динамики и продуктивности растительных сообществ.

Исследования П. Л. Горчаковского обогатили теорию экологии растений и геоботаники. Вместе с тем они тесно связаны с решением таких практических задач, как рациональное использование и повышение продуктивности растительного покрова, оценка и прогнозирование антропогенных изменений растительности, размещение сети природных резерватов, охрана генетических ресурсов растительного мира.

В монографии «Основные проблемы исторической фитогеографии Урала» (1969) П. Л. Горчаковский показал значение Уральской горной страны как центра флористического эндемизма, установил очаги эндемизма и места концентрации эндемиков, проанализировал реликтовые элементы флоры. В результате обобщения полученных данных выявлены важнейшие этапы формирования флоры и растительности Урала и прилегающих равнин от неогена до настоящего времени на фоне меняющихся условий среды.

Широко известна монография П. Л. Горчаковского «Растительный мир высокогорного Урала» (1975). На основе многолетних исследований в ней выявлен состав высокогорной флоры, прослежены основные закономерности распределения растительных сообществ и их динамика, разработана классификация высокогорных лесов, лугов, тундр, гольцовых пустынь, показано водоохранное и почвозащитное значение лесов на их верхнем пределе, намечены пути рационального использования растительных ресурсов. Эта работа занимает видное место в мировой литературе среди региональных сводок о растительности высокогорий.

Монография П. Л. Горчаковского «Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе ареала» (1968) посвящена закономерностям распространения и экологическим особенностям древесных и травянистых растений широколиственно-лесного (неморального) комплекса на их восточном фланге — на Урале и прилегающих равнинах. Тематически связана с ней и монографическая работа «Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала» (1972), содержащая детальную фитоценологическую характеристику сообществ дубовых, кленовых и липовых лесов на восточном фланге их ареала.

Многолетние наблюдения и исследования, направленные на выявление связей между растениями, их сообществами и окружающей средой, нашли отражение в монографии «Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях» (1985, в соавторстве с С. Г. Шиятовым). В ней сформулированы теоретико-методические основы оценки различных параметров среды (ветер, термический режим, снежный покров, лавины, сели, ледники, вулканическая деятельность, пожары и т. п.) по признакам растений и образуемых ими сообществ.

Внимание П. Л. издавна привлекали весьма своеобразные островные леса и сопутствующие им растительные сообщества, в том числе сфагновые болота, с комплексом бореальных реликтов, сохранившиеся на гранитных сопках в степной зоне Центрального Казахстана. Результаты исследования этих уникальных ботанических объектов, представляющих большой научный и практический интерес, обобщены в монографии «Лесные оазисы Казахского мелкосопочника» (1987).

В других работах П. Л. затрагиваются проблемы зональности и поясности растительности, закономерностей распределения растительного покрова, динамики важнейших ботанико-географических рубежей, сукцессий растительности, состава, структуры, продуктивности сообществ лугов, степей, лесов и тундр, экологии и географии ценообразователей, фитоиндикации условий среды, дается характеристика растительности отдельных территорий.

Значительное место в исследованиях П. Л. занимает разработка научных основ охраны генетических ресурсов и ценофонда растительного мира. Итоги работ обобщены в монографии «Редкие и исчезающие растения Урала» (1982, в соавторстве с Е. А. Шуровой). Его рекомендации по охране растительного мира использованы Свердловским облисполкомом при подготовке решения о памятниках природы, Оренбургским облисполкомом при подготовке проекта создания степного заповедника и институтом «Казгипроград» при составлении технико-экономического обоснования Баянаульского и Каркаралинского национальных парков. П. Л. участник коллективного труда «Красная книга РСФСР». В последнее время он уделяет большое внимание изучению структуры и антропогенной динамики популяций редких растений, организовал для ряда эндемичных видов растений мониторинг состояния их популяций.

В трудах П. Л. дан глубокий анализ экологических последствий воздействия человека на растительный покров, прослежены закономерности антропогенной деградации растительных сообществ, предложена оригинальная методика оценки уровня деградации по доле участия синантропных видов. Большая заслуга П. Л. — обоснование необходимости экологического мониторинга растительного покрова как подсистемы мониторинга биосферы, разработка теоретических и методических основ ботанического мониторинга, режима охраны и использования эталонных участков растительности. Результаты этих исследований, имеющих большое теоретическое и прикладное значение, экспонировались на ВДНХ и отмечены двумя серебряными и бронзовой медалями.

П. Л. активно участвует в работах по двум проектам программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера». По проекту МАБ-6 «Влияние человека на горные экосистемы» при его личном участии и под его руководством проведено изучение экосистем бореальных высокогорий, выявлено влияние человека на их первичную продуктивность, определены предельно допустимые нагрузки. По проекту МАБ-3 «Воздействие человеческой деятельности и способов землепользования на пастбища» П. Л. с сотрудниками провел детальное геоботаническое изучение кормовых угодий Свердловской и Оренбургской областей. Выявлены ресурсы сенокосов и пастбищ, разработана классификация лугов и степей, дана оценка их продуктивности, намечены мероприятия по улучшению и рациональному использованию. Эти материалы и предложения переданы проектным и производственным организациям и внедряются в практику.

П. Л. участник многих опубликованных коллективных работ по картированию растительности. Им в соавторстве с сотрудниками составлены уральская часть «Карты растительности нечерноземной зоны РСФСР» (1976), «Карты растительности европейской части СССР» (1979) и «Карты охраны растительности нечерноземной зоны РСФСР» (1980). На основе разработанной П. Л. методики для ряда районов Урала составлены и переданы производственным организациям серии прогнозных карт, отражающих вероятный характер динамики растительного покрова при разных уровнях антропогенных нагрузок. Эти карты служат основой планирования мероприятий по рациональному использованию ресурсов растительного мира.

Труды П. Л. Горчаковского широко известны как в СССР, так и за рубежом. Результаты своих исследований он докладывал на IX, X и XII Международных ботанических конгрессах, XXIII Международном географическом конгрессе, на ряде других международных конференциях и симпозиумах, а также в лекциях, прочитанных в университетах Австрии, Франции, Италии, Чехословакии и Польши.

С момента создания всесоюзного журнала «Экология» (1970 г.) на протяжении почти двух десятилетий П. Л. был заместителем его главного редактора, в настоящее время — член редколлегии. Избран почетным членом ВБО и Чехословацкого ботанического общества, членом Международного фитоценологического общества; входит в редколлегию издающегося в ЧССР международного журнала «Folia geobotanica et phytotaxonomica», является членом совета ВБО и председателем его Свердловского отделения.

Высококвалифицированный лектор, П. Л. в течение многих лет читал курсы морфологии и систематики растений, дендрологии, дарвинизма, географии растений и геоботаники в Уральском лесотехническом институте и в Уральском государственном университете, в настоящее время читает лекции по геоботанике и географии растений. Вокруг него сложилась активно работающая на Урале и за его пределами школа ботаников-фитоэкологов. В числе непосредственных учеников П. Л. — 5 докторов и более 30 кандидатов наук; он является членом совета по присуждению ученой степени доктора и кандидата биологических наук; совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», председателем Уральского регионального совета по проблемам ботаники.

За развитие научных исследований и подготовку кадров П. Л. Горчаковскому присвоено почетное звание заслуженного деятеля науки РСФСР.

Пожелаем юбиляру дальнейших успехов в познании растительного мира нашей страны.

М. А. Магомедова, С. Г. Шиятов.

Институт экологии растений и животных УрО АН СССР,
Свердловск.

Получено 26 VIII 1989.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5
© 1990

М. Х. Ахтямов, С. М. Кремлев, Ким Ен Гель. Пойменные луга Среднеамурской равнины. Синтаксономия, динамика, экологическая физиология. — Владивосток. Изд-во ДВНЦ АН СССР. 1988. 128 с. Т. 300 экз. Ц. 1 р. 20 к.

B. M. MIRKIN, Yu. A. ZLOBIN. *M. Kh. AKHTYAMOV, S. M. KREMLEV, KIM EN GEL.* THE FLOOD-PLAIN MEADOWS OF THE MIDDLE AMUR RIVER PLAIN. SYNTAXONOMY, DYNAMICS, ECOLOGICAL PHYSIOLOGY. 1988

Авторы книги поставили задачей изучить пойменные луга Амура в пределах Среднеамурской равнины — их разнообразие, многолетнюю флюктуационную динамику, продуктивность, основные показатели жизнедеятельности доминантов (углекислый газообмен, водный режим и их взаимосвязь). Разнообразие сообществ оценивалось в ходе классификации на основе принципов Браун-Бланке, в двух точках долины проводились стационарные наблюдения. Для получения физиологических данных использовался метод закрытых систем О. Д. Быкова на основе инфракрасного газового анализа и традиционные методы (быстрое взвешивание Л. А. Иванова и др.).

Работа выполнена под общим руководством Р. В. Уразметова, он же является ответственным редактором книги. Сведений о том, какие разделы исследований выполнял каждый из авторов или о том, что они работали совместно и при классификации растительности, и при оценке параметров жизнедеятельности доминантов лугов в «Предисловии», к сожалению, нет.

Весьма непоследовательно состыкованы два основных раздела исследования — популяционно-фитоценотический (главы 2—4) и эколого-физиологический (глава 5). Приходится отметить и неудачность построения глав первого раздела. Так, к примеру, характеристика союза Calamagrostion langsdorfii дана не в главе 2 о синтаксономии, где рассмотрены остальные союзы, а почему-то в главе 4, посвященной флюктуациям растительности. Схема сукцессий попала из главы 3 о динамике растительности в главу 2, и по этой причине обзор теоретического состояния проблемы оказался идущим после описания сукцессий. В главу 3 о динамике попали характеристики параметров популяционного анализа *Calamagrostis langsdorfii*, место которому в главе 4 о флюктуациях. Какими соображениями руководствовался редактор книги, предложив авторам столь неудачную последовательность изложения, остается неясным, хотя само по себе содержание разделов, как будет показано далее, в большинстве случаев имеет достаточно высокий (а в последней — эколого-физиологической части — высокий) уровень.

Глава 1 «Природные условия района исследований» недостаточно содержательна. Читатель узнает о длительных ежегодных паводках (70—90 дней), однако этот срок не дифференцирован по разделяемым авторами уровням поймы (высокому — 3.5—4 и низкому — 1—2 м над урезом реки). Указана продолжительность безморозного периода (137—149 дней) и суммы среднесуточных температур выше 5° и 10 °С — 2200° и 2500 °С. Однако нет данных о количестве осадков, а это важно при интерпретации данных о водном режиме. Авторы пишут о том, что почвы относятся к 4 подтипам аллювиально-аккумулятивного типа (Ершов, 1969, 1975),[1] однако нет ни слова об основных режимах почвы — реакции среды, гумусированности, обеспеченности подвижными формами и т. д. Объем этой главы составляет всего полторы страницы, что явно недостаточно, так как читатель не может войти в природные условия района исследований и это обедняет восприятие интерпретаций экологических феноменов на уровнях от сообщества до организма, описываемых в книге.

Глава 2 «Синтаксономия пойменных лугов Среднеамурской равнины» содержит краткую справку об истории классификации луговой растительности района (от работ Маака (1855) и Максимовича (1862) до наших дней), продромус синтаксонов до ранга субассоциации. Все рассмотренные сообщества представляют класс Calamagrostetea langsdorffii, ранее опубликованный валидно, в составе которого 2 порядка — Calamagrostetalia langsdorffii,[2] Artemisietalia mandshuricae и 5 союзов: Calamagrostion langsdorffii, Caricion appendiculatae, Caricion schmidtii, Agrostion trinii и Arundinellion anomalae.

В этой же главе приводится характеристика ассоциаций по союзам, исключая союз Calamagrostion langsdorffii. Приведено краткое текстовое описание и диагностические таблицы, что в целом достаточно для общей ориентации в материале, тем более что в книге даны ссылки и на публикацию и депонирование полных диагнозов всех единиц. Как уже отмечалось, крайне неудачно помещение в этой главе раздела о синдинамике. Сами по себе схемы сукцессионных связей установленных ассоциаций по своему содержанию возражений не вызывают (хотя разделение двух рядов, по Clements, на гидросерию и ксеросерию вряд ли правомочно, в пойме Амура имеют место лишь гидросерии и мезосерии, настоящей степной растительности в ходе сукцессий не возникает).

Может быть сделано замечание по поводу оформления «Продромуса». Синтаксоны всех рангов от класса до субассоциации набраны одним шрифтом, не сделано никаких пробелов между порядками или союзами, потому этот список синтаксонов плохо читается.

В главе 3 «Динамический аспект изучения пойменной растительности» содержатся хорошо написанный общетеоретический экскурс в проблемы динамики пойменной растительности и не имеющий отношения к этой проблеме раздел «Основные параметры оценки ценопопуляций», хотя по его содержанию у рецензентов нет замечаний.

Авторы не идут по пути ставшего традиционным для советской фитоценологии анализа возрастного состава популяций и в выборе оценочных параметров следуют Harper и Ю. А. Злобину, выделяя метрические (масса растений, масса листьев, число листьев и т. д.), аллометрические (разного рода отношения метрических параметров), динамические метрические (изменение параметра за отрезок времени) и аллометрические динамические (изменение аллометрических параметров за отрезок времени). Вслед за А. Г. Мамоновым и Г. Г. Ким (1976) авторы подчеркивают большую роль анализа распределения показателей и их оценки коэффициентами вариации, так как при улучшении условий вариация параметров усиливается и при ухудшении — ослабляется.

Глава 4 «Многолетние и сезонные флюктуационные изменения вейниковых сообществ поймы» включила раздел о синтаксономии союза Calamagrostion langsdorffii, который объединяет наиболее типичные вейниковые сообщества. Она открывается описанием методики, в которой, однако, отсутствует указание о том, в течение скольких лет велись наблюдения за динамикой ценопопуляции *Calamagrostis langsdorffii*, об этом мы узнаем лишь из дальнейшего содержания главы (срок наблюдений включал 1981—1985 гг.). Тем не менее следует отметить, что методика была статистически выверена, что обеспечило достоверность полученных данных. Название раздела «Характеристика растительности» — очередная редакторская неточность, так как речь идет о характеристике профиля, где проводились стационарные наблюдения; растительность уже была рассмотрена в главе 2. Тем не менее сам профиль длиной 230 м удачно сочетает основные типы лугов изученной поймы и очень наглядно охарактеризован вертикальным профилем и схемой картирования трансекты шириной в 100 м. Три пробных площади, где изучался вейник, представляли две субассоциации (одна из них – с двумя вариантами) ассоциации Calamagrostetum langsdorffii Akht. et al., 1985.

---

[1] Цитированные авторами книги работы в библиографию к рецензии не включены.

[2] Авторство порядков и союзов одинаковое: Akht. et al., 1985.

Разделы о многолетней сезонной динамике ценопопуляций вейника представляют нечастый в нашей литературе морфометрический анализ вида в условиях естественных местообитаний. Выполнен детальный анализ дифференциации генеративных и вегетативных побегов вейника, причем, к счастью, авторы не ограничиваются обсуждением только коэффициентов вариации, а анализируют гистограммы распределения показателей, что повышает информативность результатов исследования. Анализируется динамика этих параметров в сезонном и разногодичном циклах флюктуаций. При анализе продукционного процесса авторы используют параметры нетто-ассимиляции, производительности работы листового аппарата, относительной и абсолютной скорости роста. Основной вывод, который делают авторы, — это зависимость продуктивности вейника и плотности его популяций от характера паводков.

Глава 5 «Эколого-физиологическая характеристика луговых растений Среднеамурской равнины» выполнена, как отмечалось, на высоком методическом уровне, однако стоит особняком и никак не связана с предыдущими. Исследован широкий спектр из 16 злаков — от степных до прибрежно-водных (*Koeleria cristata, Calamagrostis epigeios, C. langsdorffii, Miscanthus sacchariflorus, Spodiopogon sibiricus, Hemartria sibirica, Arthraxon hispidus, Arundinella hirta, A. hirta* subsp. *anomala, Eriochloa villosa, Digitaria ischaemum, Echinochloa crusgalli, Setaria viridis, Zizania latifolia, Phragmites australis, Glyceria spiculosa.*

Изучение углекислотного газообмена позволило авторам выделить в названной группе растений виды с фотосинтезом типа C_3 (*Calamagrostis langsdorffii, Zizania latifolia, Phragmites australis, Glyceria spiculosa*) и C_4 (*Arundinella hirta, A. hirta* subsp. *anomala, Spodiopogon sibiricus, Miscanthus sacchariflorus, Arthraxon hispidus, Setaria viridis, Echinochloa crusgalli, Hemartria sibirica, Digitaria ischaemum, Eriochloa villosa*).

К сожалению, авторы не сопоставляют полученный результат с чисто фитоценологической информацией и не объясняют некоторый экологический парадокс: типичный степной вид *Koeleria cristata* использует тип фотосинтеза C_3 наряду с растениями гигрофильной ориентации, такими как *Zizania latifolia* и *Glyceria spiculosa.* Быть может, для обоснования этого разделения авторам следовало бы использовать и дополнительные анатомо-морфологические критерии.

Авторы разделяют далее все виды на эвксерофиты (*Koeleria cristata, Calamagrostis epigeios*), ксеромезофиты (виды рода *Arundinella, Spodiopogon sibiricus*), мезогигрофиты (*Calamagrostis langsdorffii*) и гигрофиты (*Zizania latifolia, Glyceria spiculosa*). Определение групп проведено по комплексу объективных физиологических количественных показателей водного режима и углекислотного газообмена, что рецензенты оценивают положительно. Однако в комплексной работе, когда среди авторов имеется синтаксономист М. Ахтямов, хотелось бы видеть сопоставление этих данных с картиной распределения этих видов в естественных сообществах. Вряд ли фитоценологи согласятся с отнесением *Setaria viridis* и *Echinochloa crusgalli* к ксеромезофитам (последний вид, как известно, злостный сорняк полей при орошении и ведет себя как мезогигрофит), а *Calamagrostis epigeios* — к эвксерофитам. Обсуждение результатов исследований, выполненных разными методами и на разном уровне, безусловно, требовало от авторов поиска дополнительных критериев, которые помогли бы снять очевидные противоречия. Экофизиологические исследования всегда выигрывают в том случае, если их результаты состыковываются с анализом экологии видов чисто фитоценотическими методами — ординационным анализом и классификацией. Это было убедительно показано в работах К. Е. Кононова (1982; Кононов, Наумова, 1982).

Тем не менее читатель находит в книге очень полную оценку водного режима изученных злаков, которая выполнена по большому числу параметров и представляет интерес сама по себе вне зависимости от того, к какой группе видов отнесен тот или иной злак. У изученных злаков установлено низкое содержание воды (59—67 %). Средняя интенсивность транспирации за сезон почти одинакова у всех растений — 866—901 (при абсолютном максимуме 1471) мг H_2O на 1 г сырой массы в час. Водный дефицит низок и варьирует у разных растений от 2.9 до 4.6 % при максимуме 8.9 % и минимуме 0.4 %, сезонная амплитуда изменений водного дефицита составила 5.9—12.6 %, сосущая сила невысока — для всех растений около 6 атм. Все эти показатели характеризуют поведение растений в достаточно влажном муссонном климате.

Видимо, благоприятность климата была причиной недостаточной эффективности корреляционного анализа. Авторы пытались установить зависимость интенсивности транспирации от внешних условий (освещенность, температура и влажность воздуха) и от состояния самих растений (содержание воды в растениях и водный дефицит, рассчитывалась также корреляция между показателями содержания воды в растениях и водного дефицита). В большинстве случаев выявленные коэффициенты оказались недостоверными на уровне значимости 95 %, что, с одной стороны, связано с уже отмеченной благоприятностью климата, а с другой — с недостаточным объемом выборок, так как при большем числе наблюдений, возможно, удалось бы выявить закономерности, которые в приводимых таблицах просматриваются как тенденции. Пока достоверными оказались отрицательная связь (—0.91) между содержанием воды и интенсивностью транспирации у *Arundinella hirta* в конце фазы трубкования и положительная (0.93) у *Spodiopogon sibiricus* в той же фазе. Достоверной (—0.99) оказалась также связь содержания воды и водного дефицита у *Spodiopogon sibiricus*.

По содержанию этой главы есть еще одно замечание методического порядка: для нахождения чистой продуктивности фотосинтеза авторы пользуются формулой (с. 111), являющейся упрощенным вариантом формулы вычисления величины нетто-ассимиляции (с. 57), видимо, не отдавая себе в этом отчета. К чести авторов, они получили совпадающие по размерности и порядку результаты.

В кратком заключении подведены итоги исследования, однако опять-таки при полном отсутствии какого-либо мостика от фитоценотической и популяционной части к эколого-физиологической.

Отмеченные недостатки не умаляют общей полезности этой бесспорно ценной книги. Однако очевидно, что ее редактор Р. В. Уразметов не справился с обязанностями ответственного редактора и не помог авторам найти необходимую структуру, которая сделала бы две части монографии частями единого целого, так как и в эколого-флористическом составе сообществ, и в структуре и динамике ценопопуляций, и в водном режиме растений отражается один и тот же комплекс факторов условий среды. Эти интересные исследования желательно продолжить, сделав их более комплексными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кононов К. Е. Луга поймы реки Лены. Якутск: Госиздат, 1982. 216 с. — *Кононов К. Е., Наумова Л. Г.* Сравнение результатов оценки отношения видов к фактору увлажнения физиологическими и фитоценотическими методами // Статистический анализ и математическое моделирование. Уфа: Изд-во Башкир. фил. АН СССР, 1982. С. 69—73.

Б. М. Миркин, Ю. А. Злобин.

Башкирский госуниверситет,
Уфа,
Сумский филиал
Харьковского сельскохозяйственного института.

Получено 1 XII 1989.

ХРОНИКА

УДК 03 : 58(—925.11/.16)

© 1990

О ПОДГОТОВКЕ «СЛОВАРЯ БОТАНИКОВ СИБИРИ»

V. M. DORONKIN. ON THE PREPARATION OF THE «DICTIONARY OF THE SIBERIAN BOTANISTS»

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР (Новосибирск) и Новосибирское отделение Всесоюзного ботанического общества приступают к сбору сведений для издания биобиблиографического «Словаря ботаников Сибири» в нескольких выпусках.

В 1947—1952 гг. уже предпринималось издание «Словаря русских ботаников» (составитель Сергей Юльевич Липшиц) в 10 томах. Однако удалось выпустить только 4 тома, получившие положительные рецензии. Корректура 5-го тома была рассыпана. Но необходимость такого издания несомненна.

В «Словаре ботаников Сибири» будут представлены сведения о ботаниках, работавших в этом регионе с момента создания Российской Академии Наук (1725 г.) по настоящее время (1990 г.). Под Сибирью понимается территория протяженностью от Урала до Якутии включительно, а на юге – по административной границе РСФСР. В справочник должны войти материалы и о тех ботаниках, которые были репрессированы или незаслуженно забыты.

Статьи в словаре будут строиться по следующему плану: 1) фамилия, имя, отчество (если фамилия изменена и имеются печатные материалы под другой фамилией, то ее также указать); 2) дата и место рождения (для умерших – даты жизни); 3) специальность (общая и частная); 4) образование (с указанием названия учебного заведения и даты его окончания); 5) ученая степень, дата и место защиты или ее присуждения с упоминанием названия работы, за которую она присуждена; 6) профессорско-преподавательская деятельность; 7) краткая характеристика научного направления и основных заслуг в области специальности; 8) список основных экспедиций с указанием дат их проведения, местностей и маршрутов, а также числа и места хранения собранных в этих поездках коллекций; 9) полная библиография печатных работ по разделу ботаника в широком смысле (научные, научно-популярные, газетные и пр.); 10) список опубликованных библиографических материалов об ученом; 11) патронация (виды, названные в честь ученого); 12) описанные им таксоны; 13) его ученики; 14) источники, из которых получены сведения об этом ученом (научная и справочная литература, письменные и устные воспоминания, дневники и путевые заметки, деловая и личная переписка и др.); 15) членство в общественных организациях биологического направления (ВБО, МОИП или другие); 16) дата написания и фамилия автора присланного материала. Желательно приложить фотографию ботаника (кабинетную или полевую, размером 9×12 см). Сведения должны быть изложены в сжатой форме.

В круг сибирских ботаников входят как профессионалы, так и любители (имеющие печатные работы по ботанике), занимавшиеся изучением растений на территории Сибири. Приветствуются подготовленные материалы не только о себе, но и о других ботаниках.

Материалы объемом не более 2—3 машинописных страниц и через 2 интервала (список печатных работ не входит в этот объем) просим направлять по адресу: 630090, г. Новосибирск—90, ул. Золотодолинская, 101, ЦСБС СО АН СССР, ученому секретарю НО ВБО Доронькину Владимиру Михайловичу.

Полнота и представительность справочника зависят от заинтересованной поддержки всех ботаников.

Ответственный составитель Словаря *В. М. Доронькин.*

Центральный Сибирский ботанический сад.

Получено 13 IV 1990.

УДК 061.3 : 582.26(47+57)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 10

ТРЕТЬЯ ВСЕСОЮЗНАЯ ШКОЛА ДИАТОМОЛОГОВ

(Одесса, 7—12 сентября 1987 г.)

I. V. MAKAROVA, N. E. GUSLYAKOV. THE THIRD ALL-UNION WORKSHOP OF DIATOMOLOGISTS (ODESSA, SEPTEMBER, 7—12th, 1987)

С 7 по 12 сентября 1987 г. в пригороде Одессы (Черноморка) на базе спортивно оздоровительного лагеря Одесского госуниверситета (ОГУ) была проведена III Всесоюзная школа диатомологов. Организаторами Школы были ОГУ, Одесское отделение Института биологии южных морей АН УССР (ИНБЮМ), Всесоюзное ботаническое общество. Оргкомитет в составе И. В. Макаровой (Ботанический институт АН СССР, БИН), Н. И. Стрельниковой (Ленинградский государственный университет, ЛГУ), А. И. Моисеевой (Всесоюзный геологический институт, ВСЕГЕИ), Н. Н. Давыдовой (Институт озероведения АН СССР), Н. Е. Гуслякова, В. П. Герасимюка, Л. И. Юлешкиной (ОГУ) взял на себя заботу о проведении Школы. Большое содействие оказала Т. И. Еременко (Одесское отделение ИНБЮМ).

В работе Школы приняли участие 65 диатомологов из 18 учреждений 18 городов страны: Москвы, Ленинграда, Минска, Киева, Одессы, Душанбе, Владивостока, Петропавловска Камчатского, Сыктывкара, Севастополя, Новороссийска, Горького, Мурманска, Вильнюса, Петрозаводска, Тюмени, Саратова, Карадага.

В программу Школы были включены 67 докладов по 3 темам: «Морфология центрических и пеннатных диатомей» (12 докладов), «Экология и география современных и ископаемых диатомей» (54 доклада), «Ревизия родового состава и надродовых таксонов диатомей» (1 доклад).

Всего было заслушано 53 доклада, среди которых 7 заказных лекций; 14 докладов не состоялось из-за отсутствия докладчиков.

Вступительными приветственными словами Школу открыли проректор по научной работе ОГУ проф. **А. Г. Топчиев** и председатель альгологической секции Всесоюзного ботанического общества, ведущий научный сотрудник БИН АН СССР **И. В. Макарова**. Затем **Н. И. Стрельникова** (ЛГУ) осветила основные направления в изучении диатомовых водорослей в СССР и за рубежом, особо отметив большое значение работ в области экологии и географии диатомовых водорослей.

По теме «Морфология центрических и пеннатных диатомей» **И. В. Макарова** прочла вводную лекцию по терминологии и строению выростов панциря у диатомовых водорослей, проиллюстрировав ее многочисленными оригинальными слайдами.

В. А. Николаев (БИН АН СССР) изложил современные данные по морфологии центрических диатомей, уделив особое внимание принципам систематики этой группы водорослей.

Доклад **Н. Е. Гуслякова** (ОГУ) был посвящен морфологии панциря и систематике бесшовных диатомей, которые по сравнению с другими диатомовыми изучены на электронно-оптическом уровне еще недостаточно. Автором выделены 2 четко обособленные группы — с двугубыми выростами и без них, которые предлагается рассматривать в рамках новых подпорядков *Labiatoideae* и *Alabiatoideae*.

Г. И. Семина и **В. В. Зернова** (Институт океанологии АН СССР, Москва) охарактеризовали особенности морфологии и географии диатомовых водорослей у о-ва Шикотан, в том числе видов, ранее для этого района неизвестных.

Л. Н. Логинова (Институт геохимии и геофизики АН БССР (ИГГ), Минск) осветила строение панциря 3 групп *Cyclotella: C. comta, C. castracanei* и *C. varticosa.*

Г. К. Хурсевич (ИГГ АН БССР) доложила об итогах родов *Stephanodiscus* и *Cyclostephanos*. При ревизии был использован комплекс критериев - морфологический, стратиграфический, географический, экологический. В каждом из родов выделено несколько групп близкородственных видов, отражающих морфогенез и филогенез.

Л. Г. Пирумовой (Московский государственный университет, МГУ) были приведены новые данные по морфологии видов родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, изученных в сканирующем электронном микроскопе. Данные по морфологии увязаны с распространением по разрезу и приуроченностью видов к определенным литологическим горизонтам.

Большой интерес у слушателей Школы вызвал доклад **В. С. Пушкаря** (Тихоокеанский институт географии (ТИГ), Владивосток) «Эволюция морфологических признаков *Actinocyclus ingens*». Автор отметил, что в неогене вид был представлен 2 формами створок: с плоской и волнистой поверхностью.

В пределах этих 2 форм отмечена параллельная стратиграфическая изменчивость. Построены гомологические ряды. Начало ряда характеризуют створки с ареолами, сгруппированными в тесные радиальные ряды. Заканчивается ряд створками с разреженными ареолами. Волнистые створки характерны для ранних этапов эволюции, плоские - для более поздних.

Стендовый доклад **Р. В. Никитиной** (НИИ геологии, Саратов) продемонстрировал морфологию некоторых мелких форм диатомей родов *Eunotia* и *Pinnularia* из позднего плейстоцена и голоцена севера Западной Сибири. **А. П. Ольштынская** (Институт геологических наук АН УССР, Киев) доложила о структуре панциря некоторых видов рода *Pseudopodosira.*

По теме «Экология и география современных и ископаемых диатомей» были прочитаны обзорные лекции.

Лекция **Н. Е. Гуслякова** была посвящена экологии морских диатомей. С учетом современных данных показано значение ряда абиотических и биотических факторов среды, охарактеризованы экологические группировки диатомовых водорослей. Особое внимание уделено сообществу бентосных диатомовых водорослей. Было подчеркнуто, что в связи с усиливающимся в последнее время антропогенным влиянием, особенно ощутимо сказывающимся в зоне берег- море, исследования интерстациальных водорослей, включая и диатомовые, представляет на данном этапе значительный интерес.

В лекции **Г. И. Семиной** «Фитогеографическое районирование Мирового океана» обращено внимание на закономерности распределения водорослей в зависимости от совокупности условий, определяемых свойствами водных масс.

И. С. Трифонова (Институт озероведения АН СССР, Ленинград) в лекции на тему «Экология пресноводных диатомей» на примере 20 озер различных озерных районов Северо-Запада осветила закономерности смены видового состава, особенности экологии массовых видов диатомовых водорослей планктона озер при переходе от одной географической зоны к другой и внутри каждой зоны при эвтрофировании озер.

П. Н. Давыдовой была поднята проблема географического распространения пресноводных диатомей, которая до сих пор очень слабо разработана в отечественной и зарубежной литературе. Внимание было обращено на разнообразие экологических условий в континентальных водоемах, на явления космополитизма и эндемизма пресноводных диатомей, взаимосвязи пресноводных диатомей с условиями обитания в водоемах различных географических зон и роли географического фактора при палеогеографических реконструкциях на основе диатомового анализа.

Затем участники прослушали по этой теме ряд докладов, которые были построены на оригинальных данных.

В. В. Зернова доложила об особенностях вертикального распределения диатомовых водорослей Южного океана. На основании анализа 20 меридиональных разрезов показаны особенности изменчивости вертикального распределения диатомовых водорослей по сезонам. Для сравнивания были привлечены абиотические факторы среды: температура, соленость, градиент плотности и биогенные элементы.

Д. А. Нестерова (Одесское отделение ИНБЮМ) раскрыла влияние эвтрофирования на развитие диатомовых водорослей планктона северо-западной части Черного моря, а **Л. А. Виноградова** и **Н. В. Дерезюк** (Одесское отделение Государственного океанографического института АН СССР) показали роль диатомовых водорослей в сукцессиях фитопланктона в этой же части моря.

В. П. Герасимюк (ОГУ) кратко изложил данные по влиянию солености и загрязнения воды на морфологию панциря, видовой состав и количественное распределение бентосных диатомовых водорослей. На примере лиманов северо-западного Причерноморья показано, что аномальные створки диатомей встречаются сравнительно часто, причем частота встречаемости таких створок выше в загрязненных участках лиманов.

Л. В. Разумовский (Мурманский морской биологический институт КФ АН СССР) в докладе отметил, что характер распределения некоторых массовых видов позволяет определить верхние и нижние границы литорали и сублиторали.

Л. И. Рябушко (ИНБЮМ, Севастополь) доложила о сезонной динамике плотности и биомассы, а также о видовой структуре сообщества диатомовых водорослей эпилитона залива Восток (Японское море). Зарегистрированы 2 пика плотности и биомассы диатомовых водорослей (зимний и летний) и 2 спада (весенний и осенний). Эпилитическое сообщество диатомовых водорослей, описанное по количеству таксонов, плотности, биомассе и индексу видового разнообразия, имеет наиболее сложную структуру зимой. Весной и осенью структура сообщества упрощается.

А. М. Рощин (Карадагское отделение ИНБЮМ) доложил интересные данные по биологии пеннатных диатомовых водорослей в связи с однодомностью и двудомностью. Было отмечено, что при проверке на однодомность клоны нескольких видов различных систематических групп показали отрицательный результат. Указано, что имеется определенная связь между способом воспроизведения и массовостью размножения видов.

В. М. Смирнова, М. Н. Черкасова (Центральная лаборатория, объединение и Аэрогеология, Москва), руководствуясь данными по современным пресноводным диатомеям севера европейской части СССР и севера Восточной Сибири, отметили, что видовой состав диатомовых зависит от типа водоема, его гидродинамических характеристик. При этом ведущую роль играет химизм вод.

Ю. Р. Касперовичене (Институт ботаники АН ЛитССР, Вильнюс) раскрыла суть эколого-флористических исследований современных диатомовых водорослей разнотипных водоемов Литвы. Особое внимание в сообщении уделено видовому составу и экологической характеристике 3 разнообразных водоемов Литвы.

Б. П. Власов (Белорусский государственный университет, Минск) в докладе определил значение природно-климатического, морфоэдафического, физического, химического, биологического, исторического и антропогенного факторов, определяющих развитие диатомовой флоры в эвтрофных озерах Белоруссии.

Г. А. Шмелева (Институт ботаники АН ТаджССР, Душанбе) охарактеризовала сукцессию видов диатомового планктона некоторых озер поймы Вахша (южный Таджикистан), а **С. И. Вассер** и **Л. Н. Бухтиярова** (Институт ботаники АН УССР, Киев) представили данные о видовом составе центрических и пеннатных диатомовых водорослей водоемов горного Крыма.

Ряд докладов был посвящен экологии и морфологии ископаемых диатомовых водорослей.

Э. П. Радионова (Геологический институт АН СССР, Москва) остановилась на распределении неогеновых осадков, содержащих диатомеи, в тропической области Тихого океана. В пределах экваториального пояса выделено 3 зоны, различающиеся по продуктивности диатомей. Наиболее резко различия проявились с верхов среднего миоцена. В течение верхнего миоцена-плейстоцена продуктивность диатомей увеличилась в Восточно-Тихоокеанской впадине, понизилась в Центрально-Тихоокеанской и не отмечалась в Каролинских впадинах.

В. В. Мухина (Институт океанологии АН СССР) изложила результаты изучения диатомей в осадках 17 колонок из субантарктической области Тихого океана, распространенных по 2 меридиональным разрезам (100° з. д. и 170° в. д.). Установлены экологические особенности и значительные различия в таксономическом составе диатомовых ассоциаций из одновозрастных отложений западной и восточной провинции, что обусловлено своеобразием океанологической обстановки этих регионов.

В. С. Пушкарь, М. В. Черепанова (ТИГ, Дальневосточный государственный университет, Владивосток) привели флористические данные по ряду колонок от 37° до 52° с. ш. из западного сектора Пацифики (запад Тихого океана). Изменения в составе флоры диатомей позволили выделить 2 биозоны со стратиграфическими интервалами, отличными от классической схемы Коидзуми—Баррона. Используя экосистемный подход, базирующийся на принципах актуализма и клисерии, внутри зон выделено 6 горизонтов, соответствующих средне-позднечетвертичным оледенениям и межледниковьям. Анализ экоструктурных перестроек, устойчивости экосистем и причин, выводящих экосистемы из состояний равновесия, позволили выделить 18 ценозов (экозон) с характерным и неповторимым обликом флоры.

Г. Х. Казарина (Институт океанологии АН СССР) в докладе «Диатомеи в фосфоритах Северного Ямато, Японское море», основываясь на материалах 35-го рейса НИС «Дмитрий Менделеев», отметила, что флора диатомей свидетельствует о том, что в конце миоцена в Японское море проникали ветви океанического течения, вызывающие развитие апвеллинга в районе более приподнятого в то время Ямато, что стимулировало биологическую продуктивность.

И. Б. Цой (Тихоокеанский океанологический институт ДВНЦ АН СССР) на основании диатомового анализа коснулась истории геологического развития Японского моря с раннего миоцена по плиоцен. Выделены древние морфоструктуры, предполагаемые апвеллинги и течения.

Э. И. Лосева (Институт геологии Коми филиала АН СССР, Сыктывкар) осветила комплексы диатомей северной среднеплейстоценовой трансгрессии Северо-Западного Притиманья. Это позволило проследить изменения уровня моря во время трансгрессии, приуроченные к определенным климато-растительным этапам, установленным по спорово-пыльцевым данным.

Г. Ц. Лак (Институт геологии Карельского филиала АН СССР) в докладе «Развитие палеоводоемов Карелии в свете данных диатомового анализа» показал, что в разрезе четвертичных отложений Карелии выражен горизонт ленточных глин микулинского межледниковья с соответствующим комплексом ископаемых диатомовых озерного генезиса. Выше по разрезу вскрыты осадки с четко выраженным морским комплексом диатомовых. В поздне- и послеледниковое время крупные палеоводоемы на севере и юге Карелии перенесли в своем развитии ряд трансгрессивно-регрессивных циклов, о чем свидетельствуют также и погребенные торфяники среднеголоценового возраста.

Р. Н. Джиноридзе (ЛГУ) информировала участников Школы о находке неоген-плейстоценовых диатомей на севере Большеземельской тундры в районе месторождения Варандей.

И. А. Кунцова (Ленгидропроект, Ленинград) представила предварительные данные по четвертичным пресноводным диатомовым водорослям из разреза реки Уаба-Шэбэлля (Эфиопия).

По последней теме **И. В. Макарова** сделала обзор многочисленных таксономических преобразований, основанных на результатах исследований с применением электронной микроскопии. За последние годы описаны новые роды, восстановлены ранее известные, а также пересмотрены объемы семейств и описаны новые надродовые таксоны, что нашло отражение в новых классификационных схемах.

В резолюции была отражена положительная роль 3 прошедших Школ, способствующих не только выявлению специалистов-диатомологов нашей страны, но и их объединению, укреплению связей между ними и повышению интенсивности проводимых ими исследований. Было отмечено, что за последние годы диатомологами нашей страны велись интенсивные исследования в области морфологии, таксономии и биостратиграфии диатомовых водорослей, об их результатах свидетельствуют публикации, подготовленные рукописи и защищенные диссертации. Было также обращено внимание на то, что исследования в области экологии диатомей велись еще недостаточно широко.

На основании прослушанных лекций, докладов, дискуссий были приняты следующие рекомендации.

1. Продолжить работу по изучению морфологии панциря диатомовых водорослей и считать целесообразным более широкое применение электронной микроскопии.

2. Развивать работы по функциональной морфологии и морфогенезу панциря диатомей.

3. Считать основным направлением исследование морфологической изменчивости панциря для установления объемов вида и внутривидовых таксонов.

4. Расширить исследования по биологии, физиологии и биохимии диатомовых водорослей.

5. Считать перспективной разработку методических подходов сравнительных флористических исследований с применением методов математической статистики и компьютерного анализа.

6. Шире внедрять результаты диатомового анализа в практику санитарно-биологического мониторинга в связи с проблемой чистой воды, остро стоящей в народном хозяйстве.

7. Считать целесообразным создание зональных стратиграфических схем по диатомеям.

8. Продолжить работу по составлению видовой картотеки и библиографии по изучению диатомовых водорослей в электронном микроскопе, начатую в лаборатории альгологии БИН АН СССР.

9. Продолжить составление общей картотеки литературы по диатомовым водорослям на кафедре ботаники ЛГУ. В этой связи просить диатомологов СССР регулярно присылать оттиски своих работ и библиографические карточки.

10. Одобрить работу, начатую на кафедре ботаники ОГУ, по составлению диатомотеки и рекомендовать продолжить ее.

11. Провести IV Всесоюзную школу в 1991 г. в Институте биологии южных морей АН УССР на тему «Вид и внутривидовая систематика у диатомовых водорослей».

12. Провести между III и IV Школами семинар на тему «Методы популяционного анализа и его применение в диатомологии» в Борке (Институт биологии внутренних вод АН СССР).[1]

Для принимавших участие в работе Школы были организованы экскурсии.

И. В. Макарова, Н. Е. Гусляков.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Одесский государственный университет.

Получено 20 VI 1989.

---

[1] Семинар был проведен в начале апреля 1989 г. В нем приняло участие небольшое число специалистов. Первый день был отведен для прослушивания докладов, два последующих дня были предоставлены для работы на сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах, а также для знакомства с новинками зарубежной научной литературы.

CONTENTS

Page

Grigorieva V. V. The pollen grain morphology in members of the *Linaceae* family 1345

Gabarayeva N. I. The hypothetic trends in exine structure determination 1353

Shamrov I. I. The ovule of *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): structural-functional aspects of development 1363

Ipatov V. S. The expression of vegetational cover dynamics in syntaxonomic units 1380

Nazarov S. K., Sivkov M. D., Nekuchayeva E. V. The photosynthetic activity of desert ephemeroids in the south of Tajikistan 1389

COMMUNICATIONS 1400

Jakovleva O. V. The formation of slime cells of leaf epidermis in the dicotyledonous plants (electron microscope data) 1400

Popova N. N. The bryoflora of the «Galichya gora» reservation and of its neighbourhood 1408

Borisova I. V., Popova T. A. The diversity of the shoot functional-zonal structure in perennial herbs 1420

Kravchenko A. V. On the second generation of shoots in *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) 1426

Valetov V. V. Patterns in the formation of biological production in drained mire phytocoenoses . . . 1431

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1439

Khursevich G. K., Moisseeva A. I., Kozyrenko T. F., Rubina N. V. New taxa of the genus *Actinocyclus* (*Bacillariophyta*) from the Neogene freshwater sediments of the USSR 1439

Stephyrtza A. G. The families *Fagaceae* and *Aquifoliaceae* in the Early Sarmatian flora of Bursuk (Moldavia) 1442

Sokolova I. V. The new species of the genus *Cerastium* (*Caryophyllaceae*) from the Caucasus 1449

FLORISTIC FINDINGS 1452

Kolakovsky A. A., Adzinba Z. I., Czitanava S. M. Floristic findings in Abkhazia 1452

Chechyotkina L. G. Floristic findings in the north Baikal region 1455

Ulanova K. P. New locations of multiflower form of *Adonis amurensis* (*Ranunculaceae*) 1458

Kudrin S. G. Water-plant relics of the Khingan State Reservation 1461

METHODS OF THE BOTANICAL RESEARCH 1463

Scupchenko V. B. Morphometry on the screen of the electron microscope 1463

Alekseyev A. S., Tarasov E. V., Gutman T. S. The prediction of the conditions of forest stands in the areas of atmospheric pollution 1467

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 1473

Magomedova M. A., Shiyatov S. G. Professor Pavel Leonidovich Gorchakovsky (to the 70-th anniversary from his birth) 1473

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1477

Mirkin B. M., Zlobin Yu. A. *M. Kh. Akhtyamov, S. M. Kremlev, Kim En Gel.* The flood-plain meadows of the Middle Amur river plain. Syntaxonomy, dynamics, ecological physiology. 1988 1477

CHRONICLE 1482

Doronkin V. M. On the preparation of the «Dictionary of the Siberian botanists» 1482

Makarova I. V., Guslyakov N. E. The third All-Union workshop of diatomologists (Odessa, September, 7–12th, 1987) 1483

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Григорьева В. В. Морфология пыльцевых зерен представителей семейства *Linaceae* 1345

Габараева Н. И. Гипотетические пути детерминации структуры экзины 1353

Шамров И. И. Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития 1363

Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах . . . 1380

Назаров С. К., Сивков М. Д., Некучаева Е. В. Фотосинтетическая деятельность пустынных эфемероидов на юге Таджикистана 1389

СООБЩЕНИЯ 1400

Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) 1400

Попова Н. Н. Бриофлора заповедника «Галичья гора» и его окрестностей 1408

Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав 1420

Кравченко А. В. О второй генерации побегов у черники (*Vaccinium myrtillus*, *Ericaceae*) 1426

Валетов В. В. Закономерности формирования биологической продукции фитоценозов осушенных болот 1431

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1439

Хурсевич Г. К., Моисеева А. И., Козыренко Т. Ф., Рубина Н. В. Новые таксоны рода *Actinocyclus* (*Bacillariophyta*) из неогеновых пресноводных отложений СССР 1439

Штефырца А. Г. Семейства *Fagaceae* и *Aquifoliaceae* раннесарматской флоры Бурсука (Молдавия) 1442

Соколова И. В. Новые виды рода *Cerastium* (*Caryophyllaceae*) с Кавказа 1449

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1452

Колаковский А. А., Адзинба З. И., Читанава С. М. Флористические находки в Абхазии 1452

Чечеткина Л. Г. Флористические находки в Северном Забайкалье 1455

Уланова К. П. Новые местонахождения многоцветковой формы *Adonis amurensis* (*Ranunculaceae*) 1458

Кудрин С. Г. Водные реликты Хинганского государственного заповедника 1461

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1463

Скупченко В. Б. Морфометрия на экране электронного микроскопа 1463

Алексеев А. С., Тарасов Е. В., Гутман Т. С. Прогнозирование состояния древостоев в зонах атмосферного загрязнения 1467

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1473

Магомедова М. А., Шиятов С. Г. Профессор Павел Леонидович Горчаковский (к 70-летию со дня рождения) 1473

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1477

Миркин Б. М., Злобин Ю. А. *М. Х. Ахтямов, С. М. Кремлев, Ким Ен Гель.* Пойменные луга Среднеамурской равнины. Синтаксономия, динамика, экологическая физиология. 1988 . . 1477

ХРОНИКА 1482

Доронькин В. М. О подготовке «Словаря ботаников Сибири» 1482

Макарова И. В., Гусляков Н. Е. Третья Всесоюзная школа диатомологов (Одесса, 7—12 сентября 1987 г.) 1483

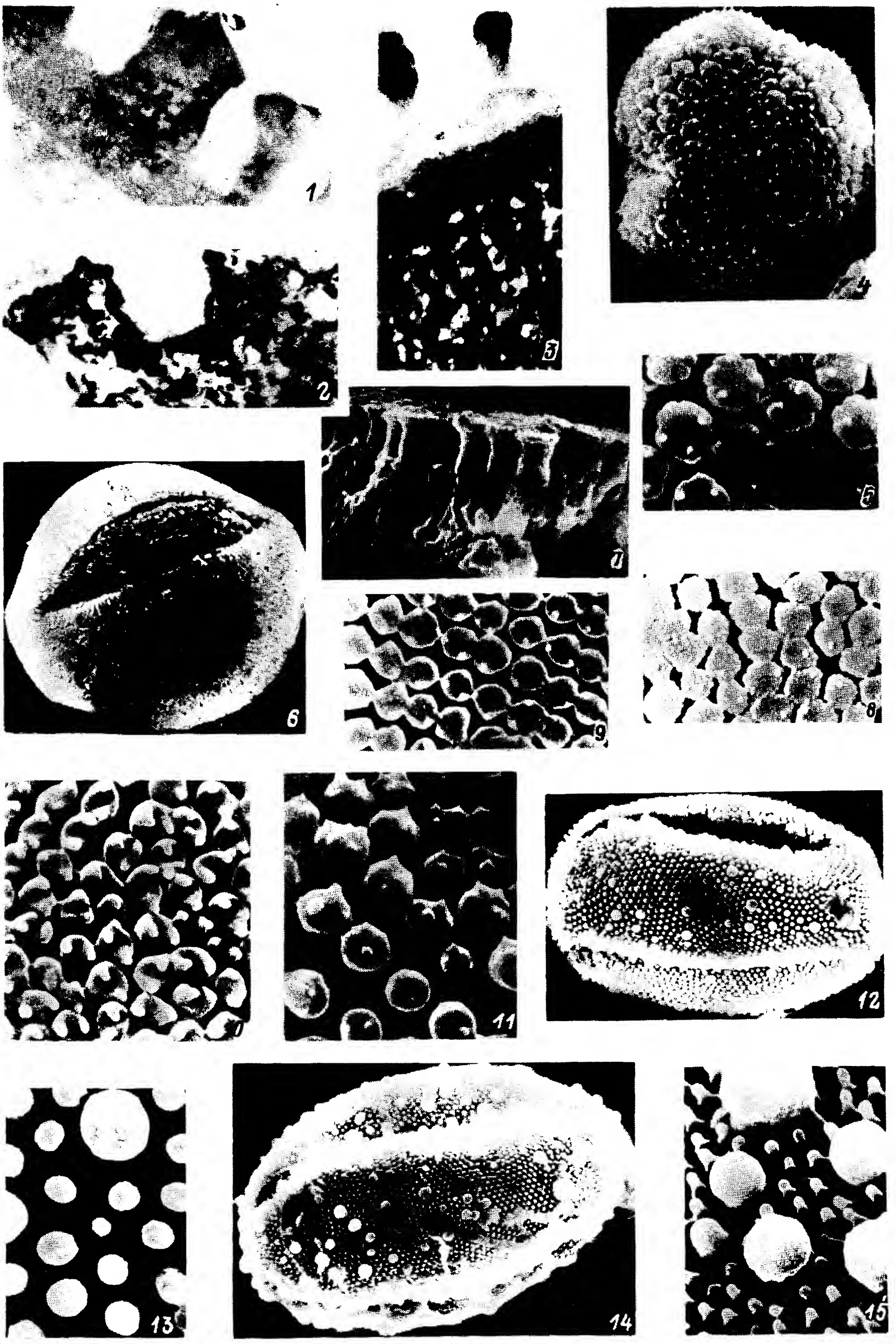


Таблица I. Пыльцевые зерна представителей сем. *Linaceae*.

1 — ультратонкий срез оболочки пыльцевого зерна *Anisadenia pubescens*, ×6000; *2* — ультратонкий срез оболочки пыльцевого зерна *Linum perenne*, ×6000; *3* — ультратонкий срез оболочки пыльцевого зерна *Linum berlandieri*, ×6000; *4—5* — *Radiola linoides* (*4* — вид с полюса, ×2500; *5* — скульптура, ×8000); *6—8* — *Hesperolinon adenophyllum* (*6* — вид с экватора, ×700, *7* — скол оболочки, ×8000, *8* — скульптура, ×8000); *9* — *Linum quadrifolium*, скульптура ×8000; *10* — *L. africanum*, скульптура, ×8000; *11* — *L. digynum*, скульптура, ×8000; *12—13* — *L. littorale* (*12* — вид с экватора, ×1000, *13* — скульптура, ×8000); *14—15* — *L. macraei* (*14* — вид с экватора, ×1000. *15* — скульптура, ×8000). *1—3* (ТЭМ), *4—15* (СЭМ).

К с. 1348

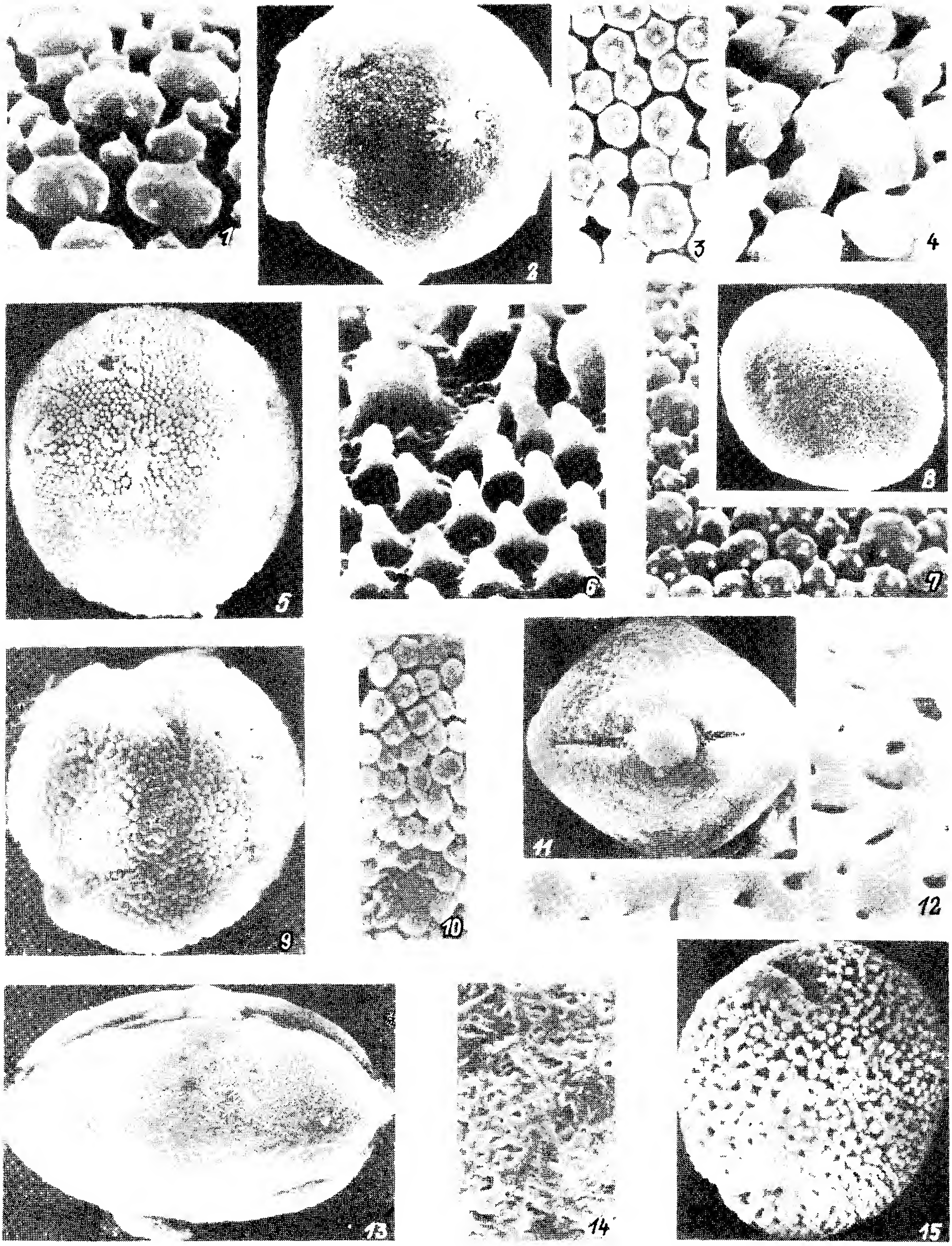


Таблица II. Пыльцевые зерна представителей семейств *Linaceae (1—8)*, *Hugoniaceae (9—10)*, *Humiriaceae (11—12)*, *Ixonanthaceae (13—14)*, *Geraniaceae (15)*.

1 — *Linum iranicum*, скульптура, ×8000; *2—3* — *L. hologynum* (*2* — общий вид, ×1000, *3* — скульптура, ×8000); *4—5* — *L. berlandieri* (*4* — скульптура, ×8000, *5* — общий вид, ×800); *6* — *Reinwardtia trigyna*, скульптура, ×8000; *7—8* — *Anisadenia pubescens* (*7* — скульптура, ×8000, *8* — общий вид, ×1000); *9—10* — *Hebepetalum humirifolium* (*9* — вид с полюса, ×2400, *10* — скульптура, ×8000); *11—12* — *Vantanea paniculata* (*11* — вид с экватора, *12* — скульптура, ×1700), *13—14* — *Phyllocosmus africanus* (*13* — вид с экватора, ×2000, *14* — скульптура, ×8000); *15* — *Geranium pratense*, вид с полюса, ×700.

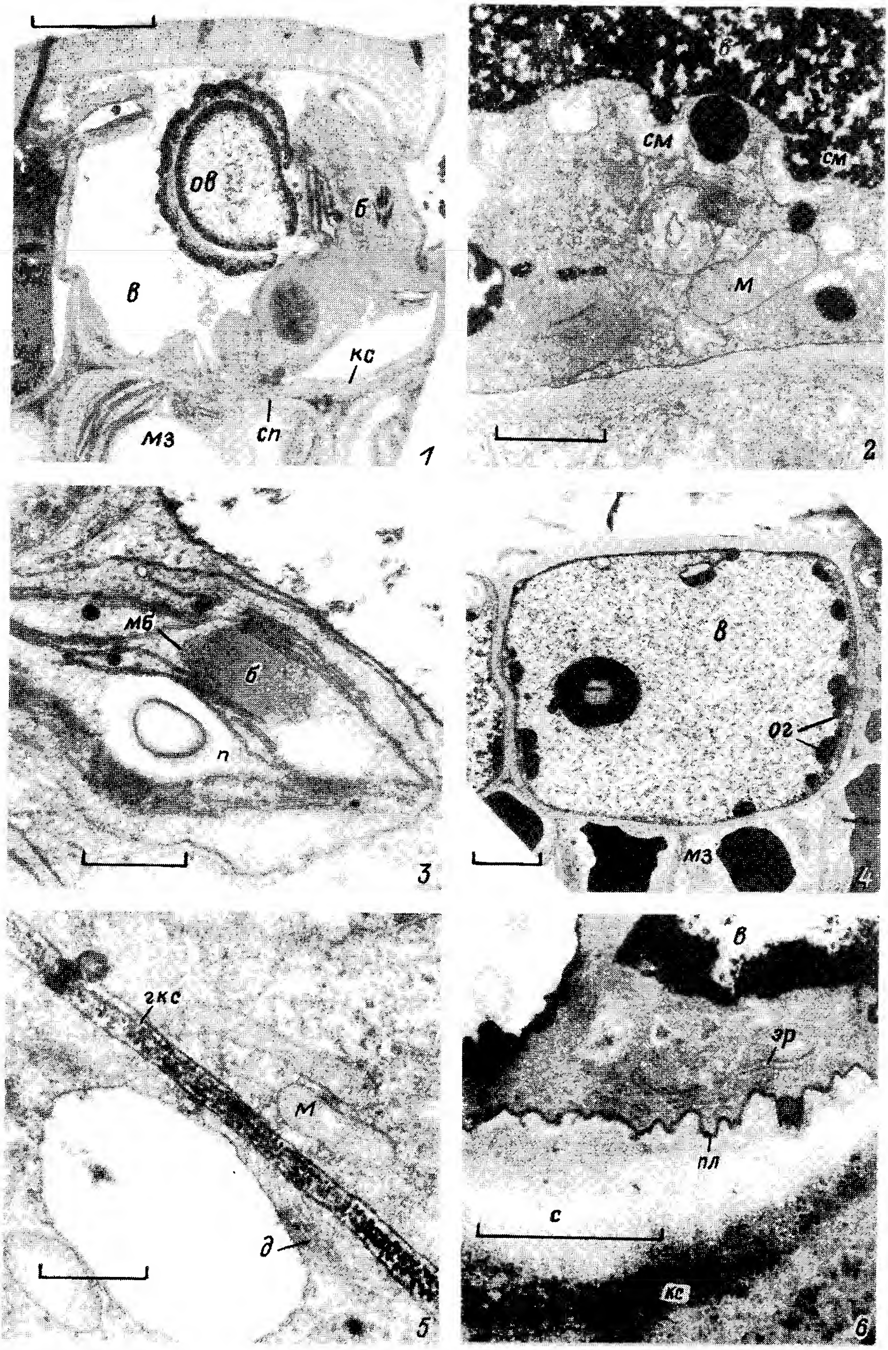


Таблица I.

1 — клетка эпидермы молодого листа *Antiaris toxicaria*; в цитоплазме виден кристалл белка; *2* — то же *Aesculus hippocastanum*; вдоль тонопласта расположены серповидные митохондрии; *3* — пластида *Tilia platyphyllos* с включением белка, окруженным мембраной; *4* — отложение осмиофильного вещества по периферии вакуоли клетки эпидермы *Erica arborea*; *5* — гранулярная клеточная стенка молодых клеток *Acer platanoides*; *6* — начало отставания цитоплазмы от внутренней тангенциальной клеточной стенки *Aesculus hippocastanum*. *б* — включение белка, *в* — вакуоль, *гкс* — гранулярная клеточная стенка, *д* — диктиосома, *кс* — клеточная стенка, *м* — митохондрия, *мб* — мембрана, *мз* — мезофилл, *ов* — осмиофильное вещество, *ог* — осмиофильная глобула, *п* — пластида, *пл* — плазмалемма, *с* — слизь, *см* — серповидная митохондрия, *сп* — срединная пластинка, *эр* — эндоплазматический ретикулум. Шкала: *1* — 3 мкм; *2, 6* — 1 мкм; *3, 5* — 0.5 мкм; *4* — 5 мкм.

К с. 1403

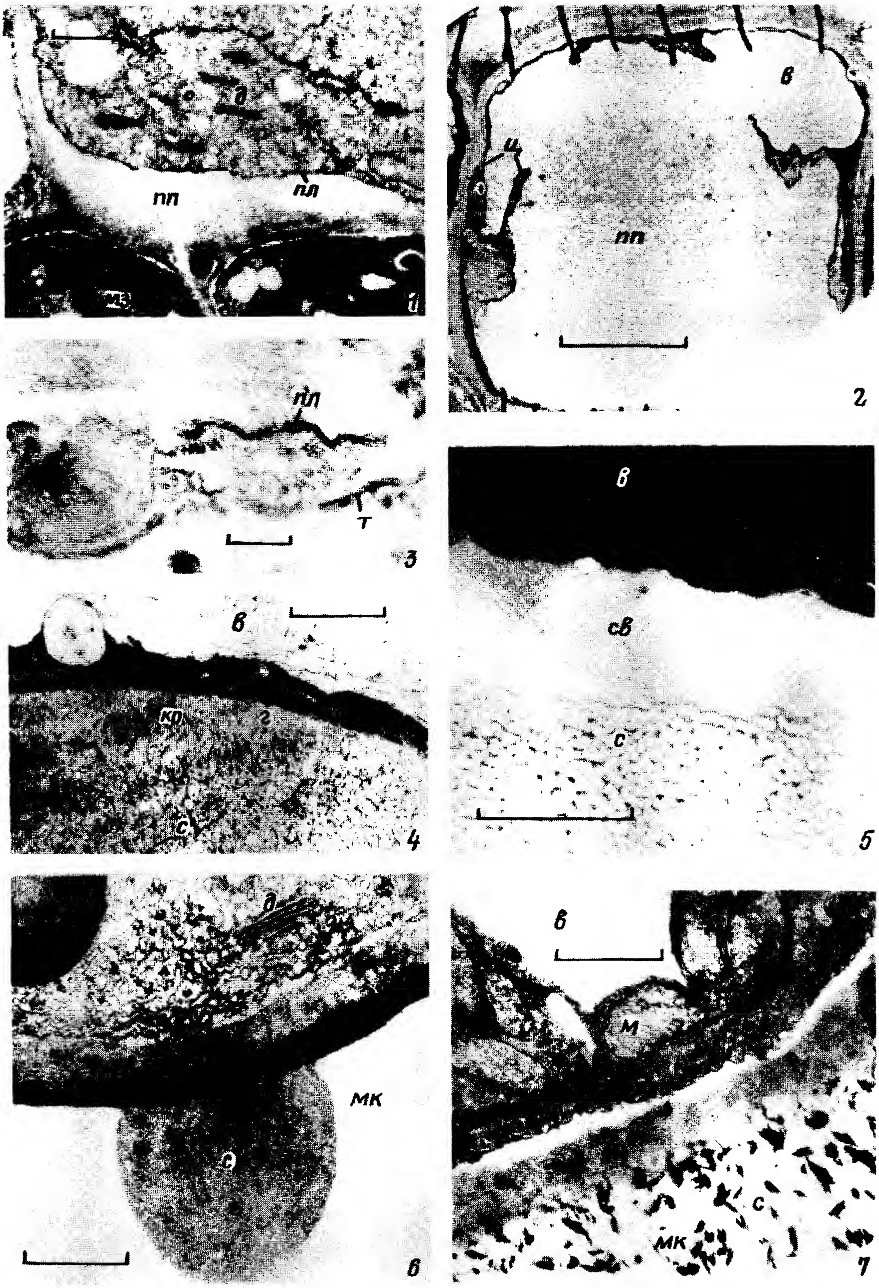


Таблица II.

1 — формирование слизевого вместилища в клетке *Tilia begoniifolia*, тангенциальная клеточная стенка клетки эпидермы частично разрыхляется; *2* — разрыв в сдвигающемся слое цитоплазмы *Aesculus hippocastanum*, полость вакуоли сообщается с периплазматическим пространством; *3* — тонопласт и плазмалемма в слизевой клетке *A. hippocastanum* после окрашивания ФВК; *4* — достраивание клеточной стенки, отделяющей цитоплазму от слизи у *Rosa rugosa*, в клеточной стенке видно гранулярное вещество; *5* — светлое гомогенное вещество на границе цитоплазмы и периплазматического пространства у *Erica arborea* (предположительно каллоза); *6* — слизевыводящая клетка мезофилла *Lonicera xylosteum*, скопление слизистого вещества на поверхности клетки со стороны межклетника; *7* — то же эпидермы *Botrychium lunaria*. *г* — гранулы, *ко* — клеточная оболочка, отделяющая цитоплазму от слизи *мк* — межклетник, *пп* — периплазматическое пространство, *св* — светлое вещество, *т* — тонопласт, *ц* — цитоплазма. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Шкала: *1,4,5,7* — 1 мкм; *2*—4 мкм; *3* — 0.1 мкм; *6* — 0.5 мкм.

К ст. Г. К. Хурсевич, А. И. Моисеевой, Т. Ф. Козыренко, Н. В. Рубиной, с. 1440

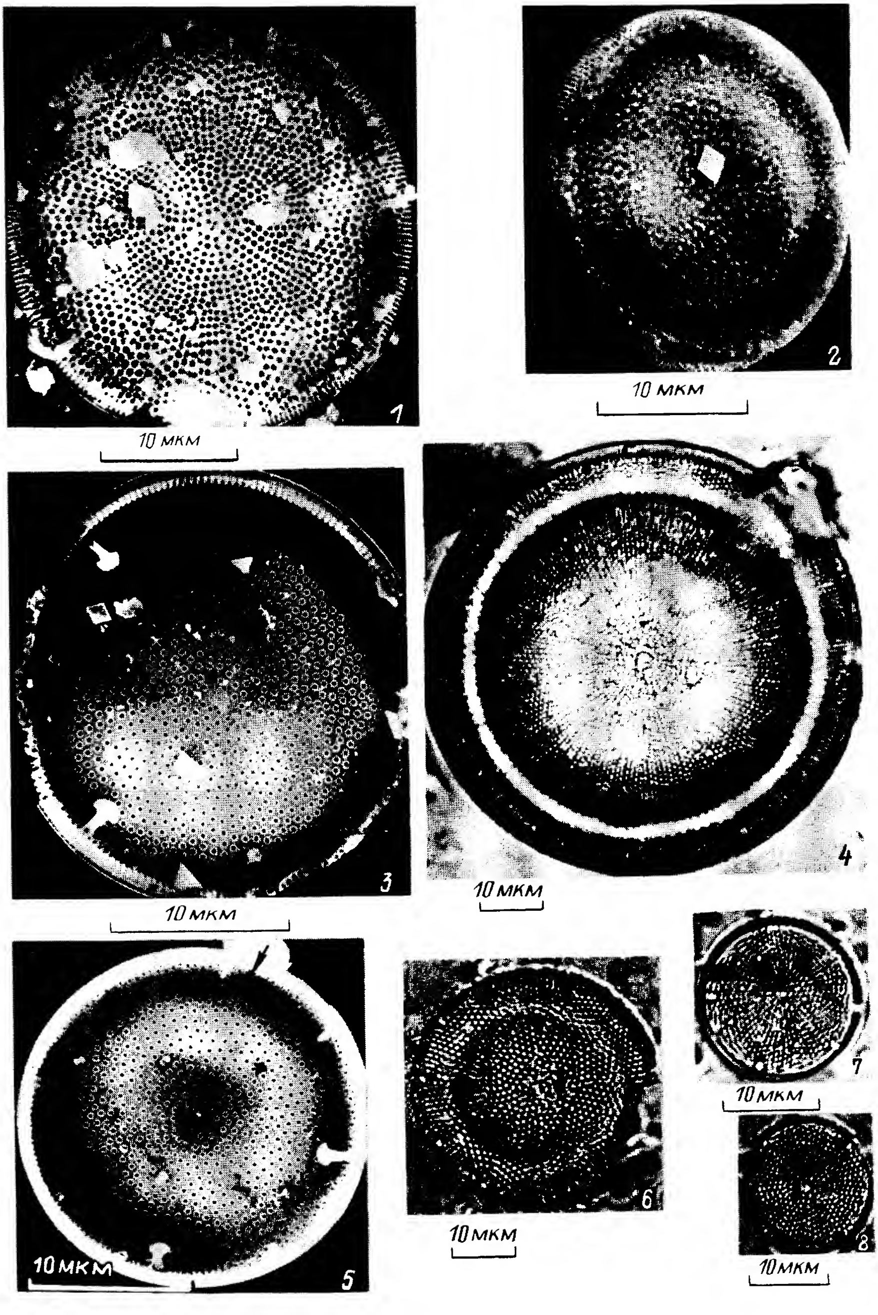


Таблица I.

Actinocyclus gorbunovii: 1 — структура наружной поверхности створки с короткими гиалиновыми полосами в ее прикраевой зоне; *2* — структура наружной поверхности створки с ареолами, прикрытыми крибрумом, и кольцом отверстий двугубых выростов на загибе; *3* — структура внутренней поверхности створки с локулярными ареолами; *4* — общий вид створки; *5* — структура внутренней поверхности створки с ложным узелком (*стрелка*) и краевым кольцом двугубых выростов. *Actinocyclus* sp.: *6* — общий вид створки. *Actinocyclus tubulosus* Churs. sp. nov.: *7, 8* — общий вид створки. *1—3, 5* — СЭМ; *4, 6—8* — СМ.

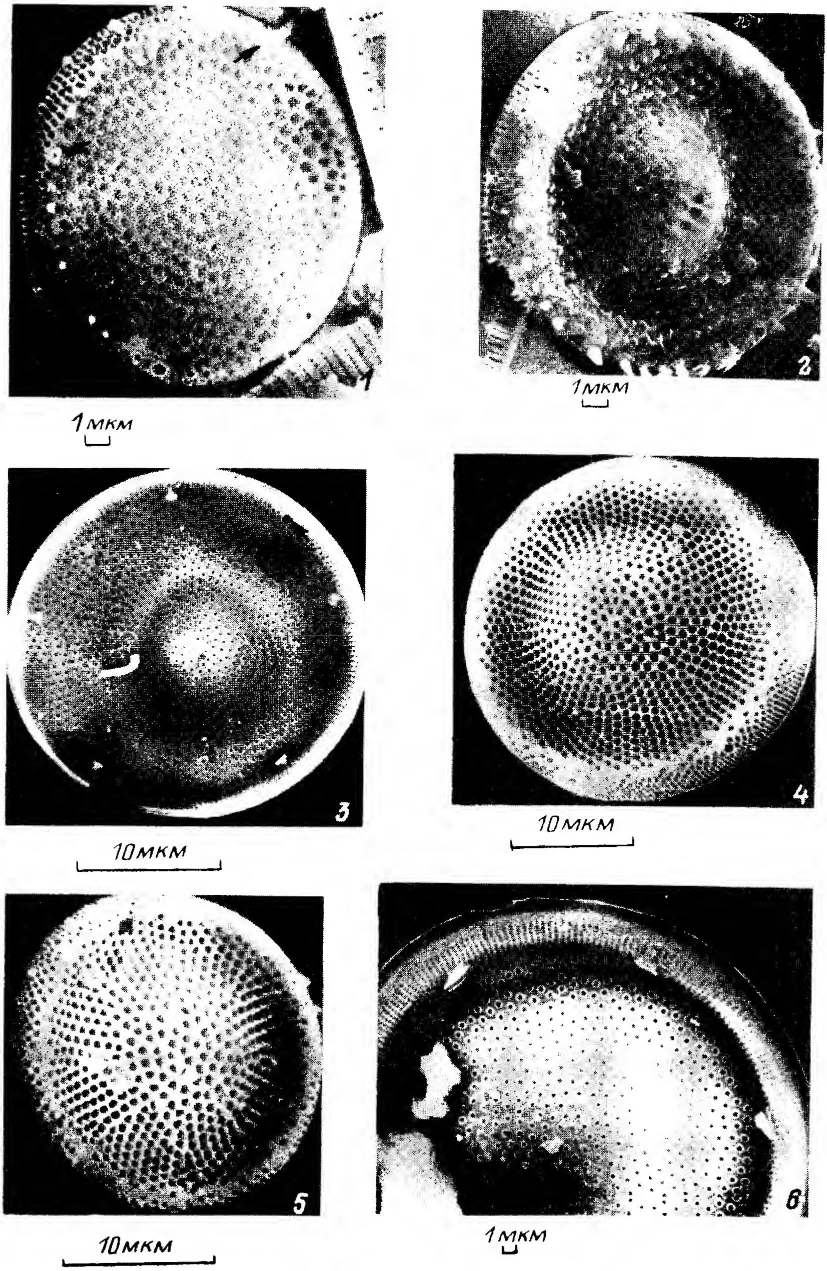


Таблица 11.

Actinocyclus tubulosus: *1*, *2* — структура наружной поверхности створки с локулярными ареолами, прикрытыми крибрумом, и с выступающими наружу трубками двугубых выростов (*стрелки*), расположенными в одном кольце с шипами; *3* — структура внутренней поверхности створки с ложным узелком (*стрелка*) и краевым кольцом двугубых выростов. *Actinocyclus* sp.: *4*, *5* — структура наружной поверхности створки с кольцом отверстий двугубых выростов на ее загибе; *6* — фрагмент внутренней поверхности створки с двугубыми выростами. *1—6* — СЭМ.

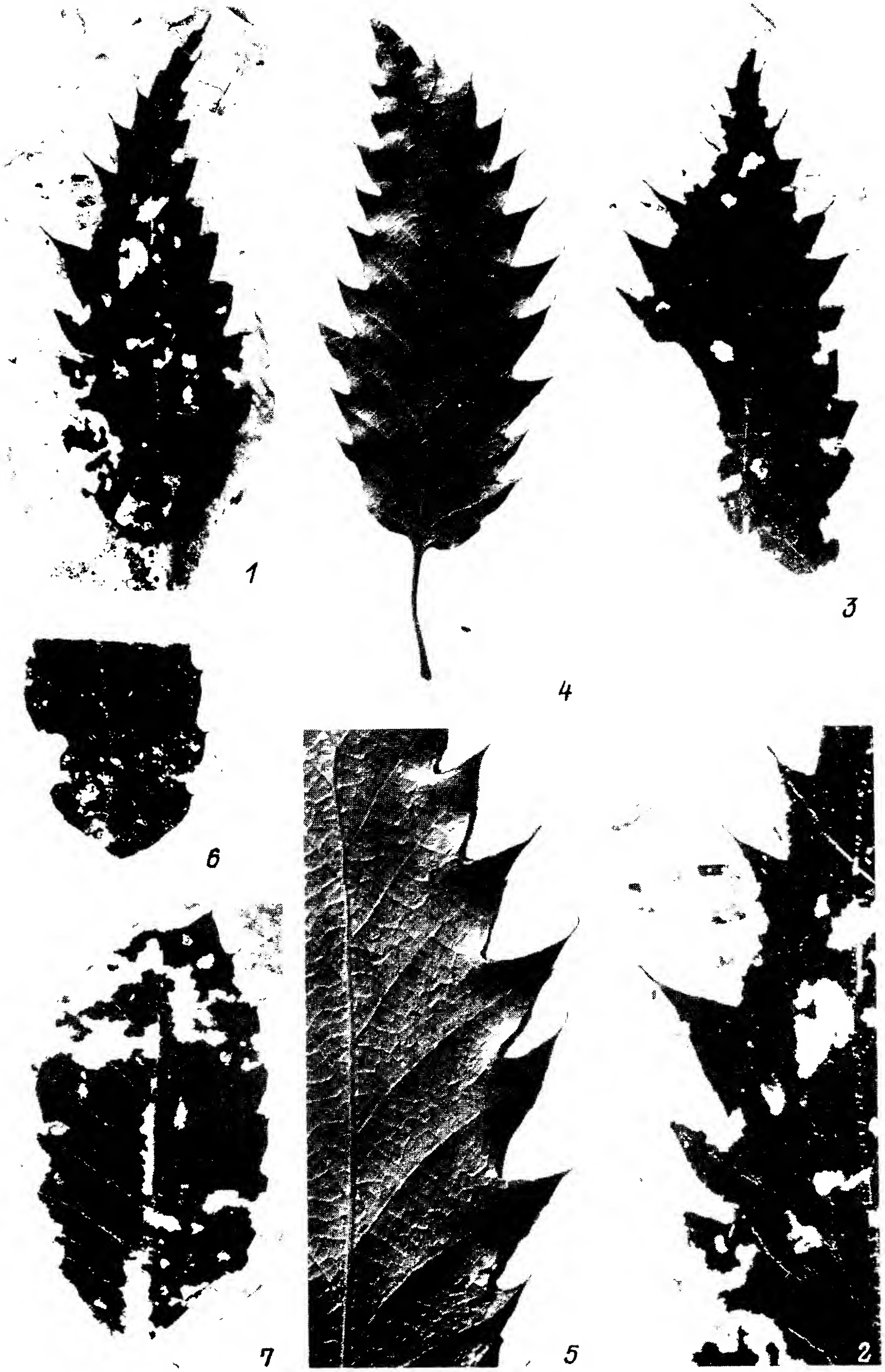


Таблица I. *Quercus moldavica* (1–3), *Q. libani* (4, 5), *Castanea gigas* (6, 7).

1 — голотип, отп. 639, нат. вел.; *2* — он же, деталь края, ×2; *3* — отп. 617, нат. вел.; *4* — современный лист, Гербарий БИН; *5* — он же, участок края, ×2; *6* — отп. 609, нат. вел.; *7* — отп. 641, нат. вел.

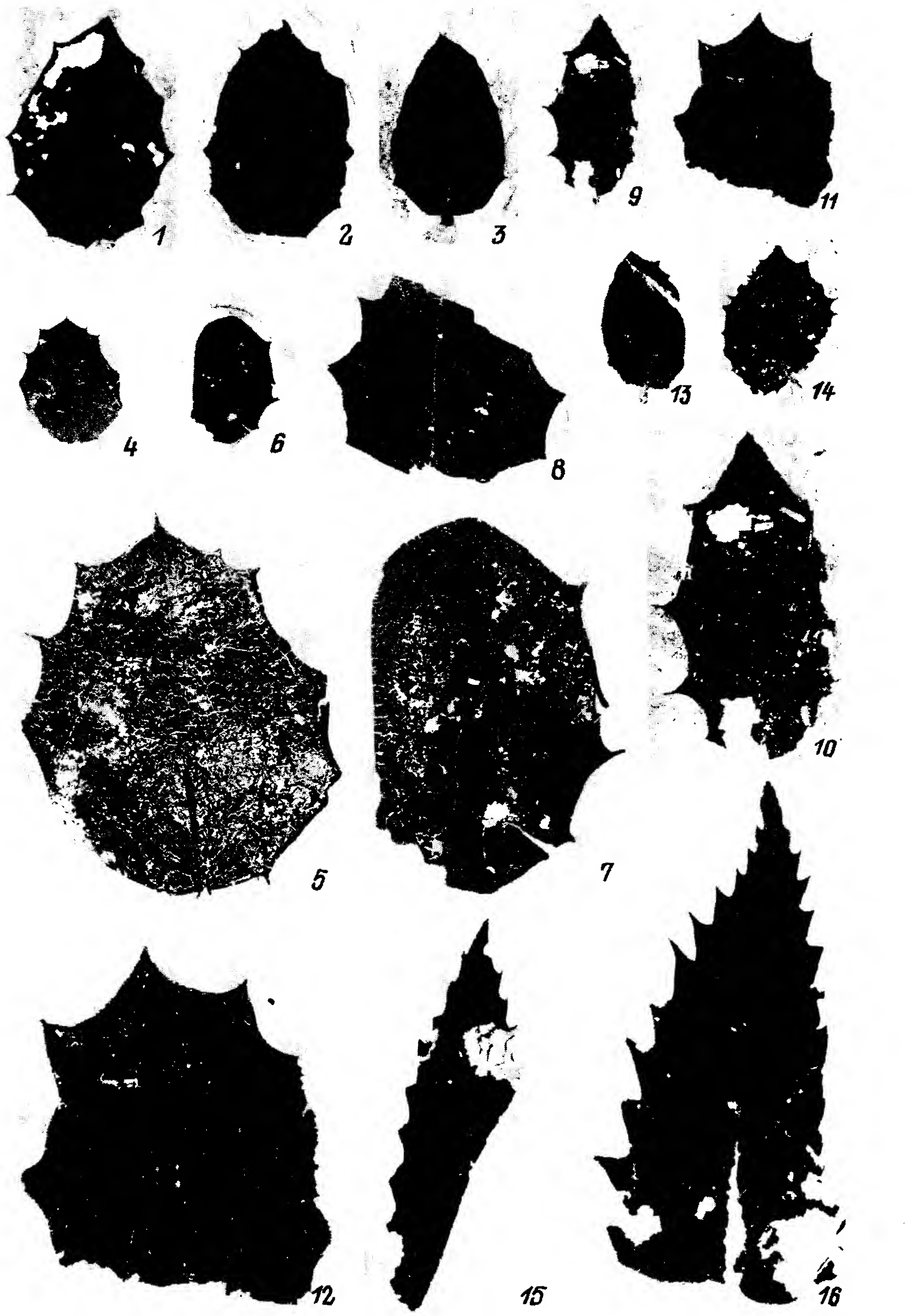


Таблица II. *Ilex sphenophylla (1—14), Quercus moldavica (15, 16).*

1 — отп. 1305, нат. вел.; *2* — отп. 1306, нат. вел.; *3* — отп. 1307, нат. вел.; *4* — отп. 812, нат. вел.; *5* — он же, ×3; *6* — отп. 1287, нат. вел.; *7* — он же, ×3; *8* — отп. 1303, нат. вел.; *9* — отп. 1311, нат. вел.; *10* — он же, ×2; *11* — отп. 1302, нат. вел.; *12* — он же, ×2; *13* — отп. 1335, нат вел.; *14* — отп. 1364, нат. вел.; *15* — отп. 644, нат. вел.; *16* — отп. 597, нат. вел.

В 1990 г. БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИЗДАЕТ СЛЕДУЮЩИЕ КНИГИ:

Вайнштейн Е. А., Равинская А. П., Шапиро И. А. Справочное пособие по хемотаксономии лишайников. Отв. ред. д. б. н. Н. С. Голубкова. 10 авт. л. Тираж 300 экз.

В справочнике описан метод хемотаксономического исследования лишайников и приведены сведения (1981—1986 гг.) по химическому составу более чем 1500 лишайниковых таксонов. Книга представляет интерес для ботаников, химиков-органиков и медиков.

Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Отв. ред. д. б. н. Б. Н. Норин, к. с.-х. н. В. Т. Ярмишко. 12 авт. л. Тираж 500 экз.

Приведены результаты комплексных исследований состояния основных компонентов экосистем сосновых лесов Кольского полуострова при разных уровнях загрязнения. Установлены степень и характер нарушения их структуры вплоть до деградации в «пустоши». Сборник рассчитан на экологов, геоботаников и специалистов по охране природы и заповедному делу.

Тяжелые металлы в питании и устойчивости дикорастущих видов. Отв. ред. к. б. н. Н. В. Алексеева-Попова. 10 авт. л. Тираж 500 экз.

Рассматривается проблема металлоустойчивости популяций дикорастущих видов из экотопов, отличающихся по уровню металлов. Оценивается аккумуляция тяжелых металлов растениями в естественных и контролируемых условиях. Сборник рассчитан на экологов и физиологов растений.

Формирование эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской равнины. Отв. ред. к. б. н. С. Г. Жилин. 12 авт. л. Тираж 600 экз.

Проведен анализ эоценовой, олигоценовой и миоценовой флоры Казахстана, Украины и Средне-Русской возвышенности. Сборник рассчитан на фито-географов, палеоботаников и геологов-стратиграфов.

Методические аспекты классификации растительности. Отв. ред. д. б. н. В. И. Василевич. 15 авт. л. Тираж 600 экз.

Рассматриваются различные методические вопросы выделения и характеристики различных ассоциаций и других синтаксономических единиц. Сборник рассчитан на специалистов-геоботаников, преподавателей вузов и лиц, занимающихся проблемами экологии.

Проблема вида у грибов и его изменчивость в ареале. Отв. ред. д. б. н. Б. А. Томилин. 10 авт. л. Тираж 300 экз.

Рассматриваются проблемы вида у грибов и дается их классификация на видовом и внутривидовом уровнях. Описываются аспекты морфологической, культурной, физиологической, биохимической и молекулярногенетической изменчивости. Сборник рассчитан на научных сотрудников, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

Книги будут рассылаться только по предварительным заказам.

Для получения книги почтой
заказы просим направлять по адресу:
197022, Ленинград, ул. проф. Попова, 2,
БИН им. В. Л. Комарова АН СССР, РИСО.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

ISSN 006—8136. Ботанический журнал, 1990. Т. 75, № 10. 1345—1488